

Beziehungen zwischen Fettkörper,
Oenocyten und Wachsdrüsenentwicklung
bei *Apis mellifica* L.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
an der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

Brigitte Boehm

aus Weiden i. d. Opf.

1964

1963

1. Berichterstatter: Herr Prof. M. LINDAUER

2. Berichterstatter: Herr Prof. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 19. 2. 1964

Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie Bd. 65, S. 74—115
(1965)

Springer-Verlag Berlin · Heidelberg · New York

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN FETTKÖRPER, OENOCYTEN
UND WACHSDRÜSENENTWICKLUNG BEI *APIS MELLIFICA* L.*

Von

BRIGITTE BOEHM**

Mit 32 Textabbildungen

(Eingegangen am 27. Mai 1964)

* Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

** Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. MARTIN LINDAUER, danke ich herzlich für die Anregung zu dieser Arbeit und seine Unterstützung, Herrn Prof. Dr. H. AUTRUM für die Überlassung eines Arbeitsplatzes. Die Arbeit wurde gefördert durch Mittel der Rockefeller-Foundation, die Herrn Prof. Dr. K. v. FRISCH zur Verfügung standen.



A. Einführung und Problemstellung

Entgegen früheren Anschauungen, das Bienenwachs stamme von Pflanzen und Blüten, wurde 1691 von MARTIN JOHN und im 18. Jahrhundert von HORN-BOSTEL (1744), JOHN THORLEY (1744) und JOHN HUNTER (1792) beobachtet, daß die Bienen ihr Baumaterial selbst produzieren (LEUENBERGER 1954). 1814 wurde diese Tatsache von FRANCOIS HUBER bestätigt, aber erst 1906 erschien eine Arbeit von DREYLING über „Die wachsbereitenden Organe der gesellig lebenden Biene“. In der Folgezeit sind diese ventral im Abdomen der Arbeiterin gelegenen Wachsdrüsen, deren Sekret als Wachsschuppen zwischen den vier mittleren Sterniten austritt, Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden (ARNHARD 1906, DREISCHER 1956, FREUDENSTEIN 1958 und 1961, GOETZE und BLESSING 1959, MUZALEWSKI 1933, REIMANN 1952, TARANOV 1959).

Schon DREYLING (1906) bemerkte, daß bei älteren Bienen die Wachsdrüsen degenerieren und daß die Bautätigkeit von jüngeren Tieren ausgeübt wird. RÖSCH (1925, 1927, 1930) und LINDAUER (1952) stellten dann fest, daß die maximale Entwicklung der Wachsdrüsen zwischen dem 6. und 18. Lebenstag der Tiere liegt. Daß die Ausbildung der Wachsdrüsen nicht nur vom Alter der Bienen, sondern noch von einer Reihe anderer Faktoren abhängig ist, wurde bald bekannt. MUZALEWSKI (1933) fand, daß die Wachsproduktion eines Bienenvolkes durch das Einhängen von leeren Rähmchen in den Stock erhöht wird. GONTARSKI (1936) und OTTO (1944) beobachteten einen Zusammenhang zwischen reichlicher Zuckerwasserfütterung und der Höhe der Wachsdrüsen. DREISCHER (1956) stellte bei Vergleichen zwischen weiselrichtigen und weisellosen Völkern fest, daß bei letzteren die Tiere bis in das hohe Alter gut entwickelte Wachsdrüsen besitzen. TARANOV (1958) fand, daß sich die Wachsabsonderung direkt proportional zur Sammeltätigkeit der Tiere verhält und außerdem abhängig von der Anzahl der jungen Bienen im Stock ist. FREUDENSTEIN (1958, 1960, 1961) schrieb der Pollenfütterung einen maßgebenden Einfluß auf die Wachsdrüsenaktivität zu, während HOFFMANN und WERNER-MEYER (1960) dem Bedarf an Baustoff im Volk die Hauptrolle zuschreiben. GOETZE und BLESSING (1959) unterstreichen die Bedeutung der Fütterung eines Volkes für dessen Wachsproduktion.

Anregung zu vorliegender Arbeit gaben Untersuchungen von RÖSCH (1927, 1930), in denen er die inneren, morphologischen Zusammenhänge zwischen den Wachsdrüsen und dem ihnen benachbarten Fettkörper zu klären versucht.

Der Fettkörper wird als Speicherorgan der Insekten angesehen; er kleidet meist als ein- oder mehrschichtiges Gewebe die Körperhöhle aus. Seine Hauptbestandteile sind die Fettzellen und die Oenocyten. Da sich in dem von ihnen gebildeten „corpus adiposum“ der

größte Teil des intermediären Stoffwechsels abzuspielen scheint (WIGGLESWORTH 1959) wurde es Gegenstand besonders zahlreicher Untersuchungen (ARMBRUSTER 1931, ARNHARD 1906, BISHOP 1922 und 1923, BOGOJAWLENSKI 1935, BUDDENBROCK 1950, EVANS 1935, FABRE 1863, FENWICK 1958, FREUDENSTEIN 1924, GEORGE und EAPEN 1959, GRABER 1891, HENNEGUY 1900, HERMANN 1921, HOLLANDE 1913 und 1914, HÜSING 1954, KARAWAIEW 1898, KAUDEWITZ 1953, KOEHLER 1921, KOSHEWNIKOV 1900, KRACK 1953, KREMER 1918, 1920, LANDOIS 1865, LITTAU 1960, MELLO 1940, MOGILA 1937, NAKAHARA 1917, OERTEL 1930, PAILLÔT und NOËL 1926, PARDI 1935, PÉREZ 1903, POSPJELOW 1898, ROUBAND 1932, SCHILLER 1942, SCHMIEDER 1928, SCHNELLE 1923, STAMMER 1913, TERRE 1900, URICH 1931, VEJDOVSKY 1925, VIALLANES 1882, VOGT 1948, WIELOWIESKI 1883, 1886, ZELLER 1968). Auf Grund dieser Arbeiten ist den Fettzellen eine Rolle bei der Umwandlung und Speicherung von Fett, Eiweiß und Kohlenhydraten zugeschrieben worden, während die Aufgabe der *Oenocyten* noch weitgehend ungeklärt bleibt. Die *Oenocyten* wurden 1856 zum ersten Mal von FABRE erwähnt und erhielten 1886 von WIELOWIESKI wegen ihrer im lebenden Zustand oft weingelben Farbe ihren Namen. Außer bei den Thysanuren (WHEELER 1892) scheinen sie bei allen Insekten vorzukommen. Über ihre Funktion sind die verschiedensten Ansichten geäußert worden. Es soll an dieser Stelle nicht die gesamte *Oenocyten*literatur besprochen werden, da dies schon ausführlich geschah (HENNEGUY 1904, PFLUGFELDER 1952, RICHARDS 1951, RÖSSIG 1904, WEISSENBERG 1907, WIGGLESWORTH 1939, 1950). Ich muß aber doch einige Thesen über die Funktion der *Oenocyten* anführen, um zu zeigen, wie weit wir von einer Lösung dieses Problems entfernt sind. Vorher sei noch erwähnt, daß die *Oenocyten* bei der Larve und der Imago nicht immer dieselben sind, sondern daß z. B. bei *Apis*, *Vespa*, und *Bombyx* (KOSHEWNIKOV 1900, ANGLAS 1900, VERNON 1900), bei *Ephestia* (STENDELL 1912) und den Coleopteren (RÖSSIG 1904) eine larvale *Oenocytengeneration* von einer imaginalen abgelöst wird. Allgemein werden in den älteren Arbeiten die *Oenocyten* als Exkretionsorgane aufgefaßt (PANTEL 1898, BERLESE 1901, KOSHEWNIKOV 1900). HOLLANDE (1914) und KRACK (1953) bezeichnen sie als Speicherorgane, die in den Stoffwechsel eingeschaltet sind. ANGLAS (1900) und GLASER (1912) vermuten eine fermentative Tätigkeit. HOOP (1933) bezeichnet sie als Häutungsdrüsen. TÓTH (1937) schreibt ihnen bei Aphiden die Fähigkeit zu, symbiontenauflösende Stoffe zu produzieren. DAY (1943) findet bei Exstirpation der Ringdrüse Degenerationserscheinungen an den *Oenocyten* und KESSEL (1960) bringt sie ebenfalls mit Stoffwechselvorgängen in Verbindung. Der weitaus größte Teil der Autoren jedoch neigt dazu, den *Oenocyten* eine sekretorische Funktion zuzuschreiben (ALBRO 1930, ANGLAS 1900, BOESE 1936, BUDDENBROCK 1939, FREUDENSTEIN 1958, GEE 1911, GLASER 1912, GRABER 1891, HOSSELET 1925, JANET 1907, KAISER 1950, KOCH 1940, KOLLER 1929, KORSCHOLT 1924, KREUSCHER 1922, RÖSSIG 1904, SCHMIDT 1961, STENDELL 1912, VERNON 1900, WIGGLESWORTH 1933).

RÖSCH (1927, 1930) bringt nun die Funktion der Fettzellen und *Oenocyten* in eine direkte Beziehung zu der Ausbildung der Wachsdrüsen der Honigbiene. Er geht von der Tatsache aus, daß man unter experimentellen Bedingungen Flugbienen, die ihre Wachsdrüsen schon degeneriert haben, dazu veranlassen kann, diese wieder zu regenerieren und erneut Wachs auszuschwitzen. An Hand von histologischen Schnitten will RÖSCH beweisen, daß die Reaktivierung der Wachsdrüsen durch *direkten Kontakt mit dem ventralen Fettkörper* ermöglicht wird. Zur Erleichterung des Stoffaustausches sollen sich die Zellwände der *Oenocyten*, Fettzellen und Wachsdrüsen auflösen: „Die Zellmembranen, welche die Wachsdrüsenzellen nach der Leibeshöhle zu scharf abgrenzen, lösen sich an den Stellen auf, an denen eine Fettzelle oder *Oenocyte* aufliegt, gleichzeitig lösen sich die Zellmembranen der betreffenden Fettzellen oder *Oenocyten* auf und nun ergießt sich der Zellinhalt der Fettkörperzellen ganz allmählich in die Wachsdrüsenzellen“ (RÖSCH 1930, S. 52). GERCKEN (1944) hat den gleichen Vorgang bei Hummeln beobachtet. Dies sind die einzigen mir bekannt gewordenen Fälle, in denen eine Zelle nach Auflösung der Zellmembran ihren Inhalt in eine andere Zelle ergießen und dadurch eine Reaktivierung bewirken soll.

Diese überraschende Feststellung und die sich widersprechenden Hypothesen über den Zusammenhang zwischen den Funktionen der Fettzellen und Oenocyten einerseits und der Wachsdrüsentätigkeit andererseits, ließen es geraten erscheinen, dieses Problem nochmals zu untersuchen. Im Folgenden wird zunächst die Histologie dieser Gewebe bei Larven und normalen Stockbienen bearbeitet, wobei auf die stufenweise Wandlung während der Entwicklung und Metamorphose besonders Wert gelegt wird. In einem zweiten Abschnitt soll die Beteiligung von Fettkörper und Oenocyten bei den Tieren verfolgt werden, die durch einen künstlichen Eingriff dazu veranlaßt wurden, ihre bereits degenerierten Wachsdrüsen noch einmal zu regenerieren. Abschließend soll dann versucht werden, die Wachsdrüsentätigkeit und die Vorgänge im Fettkörper in Zusammenhang zu bringen.

B. Histologie des larvalen Fettkörpers

Apis mellifica gehört zu den holometabolen Insekten. Während des Puppenstadiums werden alle larvalen Organe eingeschmolzen (Histolyse); mit dem dadurch freiwerdenden Material werden die imaginalen Organe aufgebaut. Mit die wichtigste Rolle bei diesem Abbau und Aufbau von Geweben spielt der Fettkörper mit seinen drei Komponenten: Fettzellen, Oenocyten und Uratzellen (SCHNELLE 1923, 1924). Histologische Arbeiten (ARNHARD 1906, BISHOP 1922, 1923, BÜTSCHLI 1870, GRASSI 1884, KOSHEWNIKOV 1900, KOWALEWSKI 1871, OERTEL 1930, RICHARDS 1951, SCHMIEDER 1928, SCHNELLE 1923, 1924) geben eine weitgehend übereinstimmende Beschreibung der larvalen Fettzellen; die Oenocyten werden jedoch weitaus weniger, oder überhaupt nicht behandelt (z.B. OERTEL 1930). Auf Grund der sichtbaren Sekretionsmerkmale vermutete man bisher entweder, daß sie eine Rolle im intermediären Stoffwechsel spielen (GLASER 1912, HOLLANDE 1914, HUBER 1958, KRAMER 1962, KREMER 1925, 1926), oder sie wurden für die Häutung verantwortlich gemacht (KOLLER 1929, YOKOYAMA 1936). WIGGLESWORTH (1959), KAISER (1950) und WOLFE (1954) betrachten die Larvalenocyten als Lipoproteidbildner für die in die Cuticulinschicht eingelagerten Lipoproteide. Für Fermentbildner werden die Oenocyten von ANGLAS (1900), GLASER (1912), TIEGS (1922), DAY (1943) und PFEIFFER-WEED (1945) gehalten. SCHMIDT (1961) schreibt ihnen eine Beteiligung an der Bildung der imaginalen Organe zu.

Wenn auch über die Funktion von Fettzellen und Oenocyten noch keine endgültige Klarheit herrscht, so steht doch außer Zweifel, daß sie im Stoffwechsel während der Larvenentwicklung und Metamorphose eine überragende Rolle spielen. Die folgende vergleichend cytologische Bearbeitung sämtlicher Entwicklungsstadien soll die bisherigen Hypothesen prüfen und den Ausgangspunkt für histochemische und biochemische Untersuchungen bieten.

1. Material und Methode

Ab Ende Mai 1959 wurden laufend frisch bestiftete Brutwaben in einem Krainer-Volk nach Tagesdatum markiert und im Abstand von 24 Std die Larven und Puppen fixiert. Um unter dem Einfluß von verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten den Fettkörper beobachten zu können, wurde mit Gemischen nach BOUTIN, BLUM-SJÖBRING, CARNOY, CHAMPY, GILSON und ZENKER fixiert. Mit einer dünnen Kanüle wurde eine kleine Menge der Fixierungsflüssigkeit in das Tier eingespritzt um die Fixierung zu beschleunigen. Die Einbettung erfolgte über Methylbenzoat in weiches oder hartes Paraffin (Schmp. 40–42° C bzw. Schmp. 57–60° C). Gefärbt wurde mit Hämatoxylin/Eosin (nach P. MAYER und DELAFIELD) und Azan. Die Zellmessungen wurden mit einem Zeiss Pol. Mikroskop, Ölimmersion 100/Kpl. 12,5 ausgeführt. Hierbei wurde nur mit Gilson fixiertes Material verwendet. Zur Orientierung der im folgenden Abschnitt vorgelegten Daten gibt die Tabelle das Alter der verwendeten Entwicklungsstadien an.

2. Entwicklung und Veränderungen der Oenocyten und Fettzellen

Während der Definitiventwicklung des Bienenembryos entstehen die Fettzellen aus der visceralen Wand der Coelomsäckchen (WEBER 1954). Die Larvaloencyten bilden sich aus der Hypodermis, und zwar in segmentaler Anordnung an den Stigmen des Abdomens (ANGLAS 1900, FREUDENSTEIN 1924, GRABER 1891, KOROTNEF 1885, KRAMER 1962, SCHMIDT 1961, TICHOMIROV 1882, VERNON und BISSON 1891, WEBER 1954).

Die Larvaloencyten der zweitägigen Larve liegen unregelmäßig verteilt zwischen den kleinen Fettzellen, mit denen sie einen innigen Kontakt haben. Nach KRAMER (1962) sollen die Larvaloencyten zunächst segmentale, zusammenhängende Gruppen in der Nähe der Tracheen bilden und erst im späteren Verlauf der Larvenzeit auseinanderweichen und sich regellos im Fettkörper verteilen. Diesen Vorgang konnte ich in ähnlicher Weise nur bei der Bildung der Imaginal-oencyten beobachten (vgl. S. 81).

Während die Fettzellen einheitlich als kleine, unregelmäßige Zellen mit lockerem, oft mit einer oder zwei Vakuolen versehenem Cytoplasma und gut sichtbarem Kern erscheinen, zeigen die Larvaloencyten eine größere Differenzierung. Bereits gegen Ende des zweiten Larventages treten deutliche Vakuolen auf. Neben der Vakuolenbildung deutet das Kernbild der Oenocyten auf eine schon jetzt bestehende sekretorische Tätigkeit der Zellen hin (Abb. 1). Das Chromatin des Kernes ist häufig zusammengeballt und liegt, als mehr oder weniger kompakter Anteil, im Zentrum des Kernraumes. Zwischen dieser Chromatinmasse und der Kernmembran wird eine nicht färbbare, ringförmige Zone sichtbar. Als Verbindung zwischen Kernsubstanz und Kernmembran sind zart ausgebildete „Pseudopodien“ zu erkennen. Bei *Pieris*-Larven beschreibt RICHARD (1951) ebenfalls einen „breiten Rand“ um den Kern der Oenocyten herum. PFEIFFER (1960) findet ein ähnliches Kernbild in den Kolbenzellen der Cypriniden und bringt es mit der Bildung eines nicht färbbaren Sekretes in Zusammenhang. Die Möglichkeit einer nucleogenen Sekretion ist jedenfalls nicht auszuschließen.

Mit beginnender Freßperiode der Tiere nehmen die Fettzellen und Oenocyten erheblich an Volumen zu. Die Gestalt der Oenocyten der drei- und viertägigen Made bleibt dabei im Wesentlichen noch unverändert; Vakuolen treten nicht mehr auf. Die peripher gelegenen Fettzellen sind dagegen vermehrt vakuolisiert. Ihren annähernd runden Kern haben die Fettzellen noch beibehalten. Die vermehrte Vakuolisierung der Fettzellen deutet auf eine erhöhte Speicherfunktion der Zellen hin, da in unfixiertem Zustand die Vakuolen mit Fetttröpfchen angefüllt sind.

Tabelle. *Entwicklungszeiten des zur Untersuchung gelangten Materials*

Datum	Alter in Tagen	Entwicklungsstufe	Häutungen
22. 5. 59	0	Ei	Schlüpfen
23. 5. 59	1	Ei	
24. 5. 59	2	Ei	
25. 5. 59	3	Made	1. Häutung
26. 5. 59	4	Made	2. Häutung
27. 5. 59	5	Made	3. Häutung
28. 5. 59	6	Made	4. Häutung
29. 5. 59	7	Made	Deckelung
30. 5. 59	8	Made	
31. 5. 59	9	Nymphe	
1. 6. 59	10	Nymphe	5. Häutung
2. 6. 59	11	Puppe	6. Häutung
3. 6. 59	12	Puppe	
4. 6. 59	13	Puppe	
5. 6. 59	14	Puppe	
6. 6. 59	15	Puppe	
7. 6. 59	16	Puppe	
8. 6. 59	17	Puppe	
9. 6. 59	18	Puppe	
10. 6. 59	19	Puppe	
11. 6. 59	20	Imago	

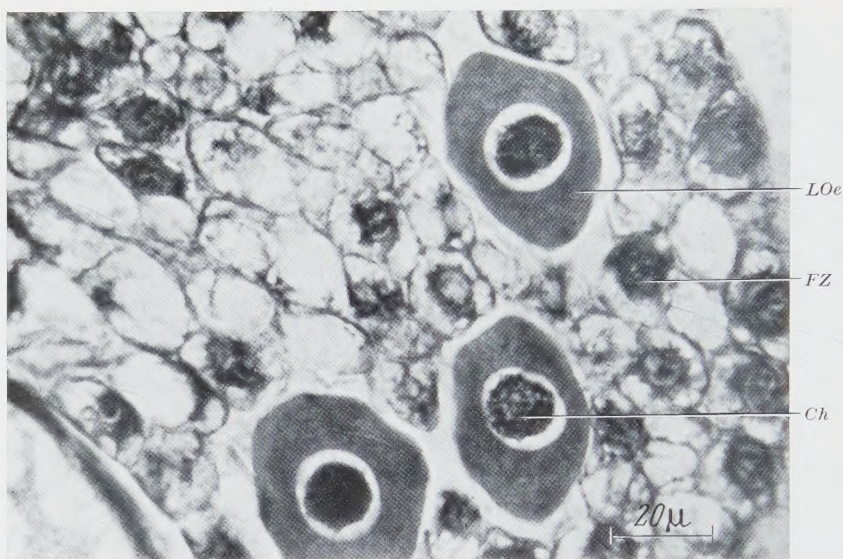


Abb. 1. Larvaloenocyten *LOe* und Fettzellen *FZ* einer viertägigen Made. *Ch* Chromatinmasse innerhalb der Kernmembran

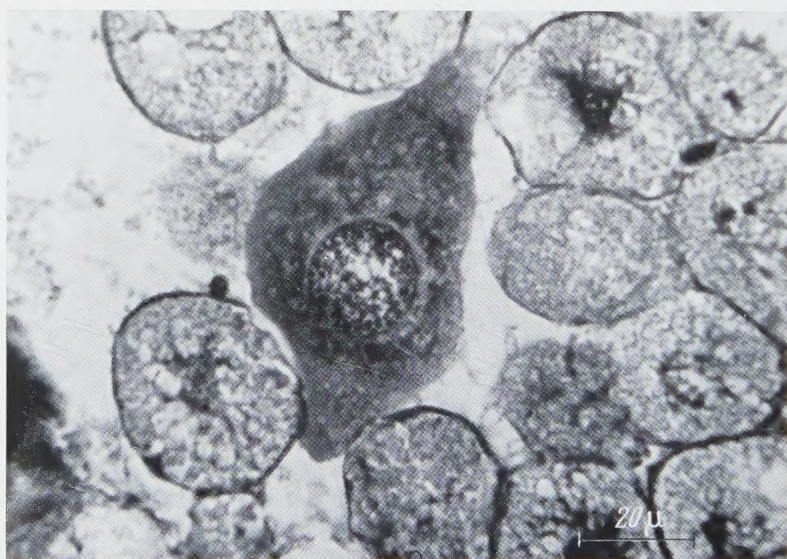


Abb. 2. Geschwänzte Larvaloenocyte einer fünftägigen Made

Erst am 5. Madentag zeigen viele Oenocyten, neben gesteigerter Volumenzunahme auch eine auffällige Veränderung ihrer Gestalt (Abb. 2). Während der Kern fast durchweg groß, rund und mit gleichmäßig verteilten Chromatinkörnchen versehen ist, erscheint der Zellkörper weniger gut begrenzt, in lange Schwänze ausgezogen, oder extrem eingedellt. Diese Form der Larvaloenocyten wird wahrscheinlich nicht durch die sie umgebenden Fettzellen bedingt, wie ALBRO (1930) und KOCH (1940) annehmen, sondern durch eine bestimmte Plasmabeschaffenheit der Zellen,

die wiederum vom Funktionszustand der Oenocyten abhängt. Um den Kern herum färbt sich das Plasma mancher Oenocyten jetzt in einer ringförmigen Zone verstärkt blau an, während die Peripherie der Zelle eosinophil reagiert. Die Fettzellen stehen den Oenocyten an Größe nicht mehr nach; die häufig auftretenden zwei- und dreikernigen Fettzellen überragen sie sogar.

Am 6. Larventag ist, wohl wegen des Längenwachstums der „Streckmade“, der räumliche Kontakt zwischen Oenocyten und Fettzellen nicht mehr so innig wie einen Tag zuvor. Die Larvaloenocyten schwimmen vielmehr frei in der Hämolymphe und berühren die Fettzellen nur selten. Der Kern der Larvaloenocyten ist unverändert, die Membran gut sichtbar. „Hofbildungen“ treten nicht mehr auf. Im Plasma der Oenocyten kann man jetzt häufig schmale, helle Streifen erkennen, die vom Kern ausgehend zur Peripherie der Zelle verlaufen. Ähnliche Streifen beobachteten KAISER (1950) beim Kohlweißling, KREUSCHER (1922) bei *Dytiscus*, STENDELL (1912) bei *Ephestia* und SCHMIDT (1961) bei *Formica* und deuteten sie als Kanälchen, in denen ein Sekret abfließt.

Zum Zeitpunkt des Deckelns, d.h. bei Beginn der Verpuppung, treten nun in den Fettzellen die „Albuminoidkügelchen“ oder die „eosinophilen Granulen“ auf, die schon von HOLLANDE (1914), PAILLÔT und NOËL (1926), PÉREZ (1910) und SCHNELLE (1923) beobachtet wurden. Zuerst erscheinen sie um den Kern herum, wie Abb. 3 zeigt. Über die Bildung der Albuminoidkügelchen wurden verschiedene Hypothesen aufgestellt: BISHOP (1923) nimmt an, daß sie sich aus dem Chromatin des Fettzellenkernes direkt bilden; dagegen spricht jedoch der negative Ausfall der Feulgen-Reaktion auf Nukleoproteide (PAILLÔT und NOËL 1926). SCHNELLE (1924) sucht ihren Ursprung im Plasma und SCHMIEDER (1928) vermutet eine sekundäre Bildung der acidophilen Kügelchen aus den basophilen, wobei letztere aus dem Kern stammen und ein Enzym darstellen sollen. Mit histologischen Methoden ist es nicht möglich, den Ursprung der Albuminoidkügelchen zu klären. Tatsache ist, daß sie zuerst in Kernnähe zu beobachten sind. Ferner fällt zu diesem Zeitpunkt der vergrößerte Nukleolus auf (Abb. 3). Es ist heute bekannt, daß in den Nukleoli verschiedener Gewebe RNS nachgewiesen werden kann, woraus CASPERSSON (1950, zit. nach BRACHET 1961) eine Beteiligung des Nukleolus an der intrazellulären Eiweißsynthese folgert. Es ist demnach auch bei den Fettzellen der Bienenmade sehr wahrscheinlich, daß zwischen dem Nukleolus bzw. der Kernaktivität und dem Auftreten der Albuminoidkügelchen eine enge Beziehung besteht. Die Bildung der Kügelchen setzt in den darmwärts gelegenen Fettzellen früher ein, als in den peripheren. Häufig sind, wie auch BISHOP (1923) beobachtete, Albuminoidkügelchen zu finden, die ein eosinophiles Zentrum besitzen, sich an der Peripherie jedoch mit Hämatoxylin färben.

Einen Tag nach dem Deckeln der Zellen, 9 Tage nach dem Bestiften, haben die Larvaloenocyten ihre maximale Größe erreicht (Abb. 4). Im typischen Fall ist ihre Form jetzt annähernd rund oder oval. Das feingranulierte Cytoplasma ist noch teilweise mit kleinen Bläschen durchsetzt; es ist eosinophil und zeigt hellere und dunklere Schattierungen, zwischen denen immer noch kanälchenartige Strukturen zu erkennen sind. Der Oenocytenkern ist groß, prall, mit glatter und deutlicher Membran umgeben. Das Chromatin ist gleichmäßig verteilt und gibt dem Kern ein leuchtendes Aussehen.

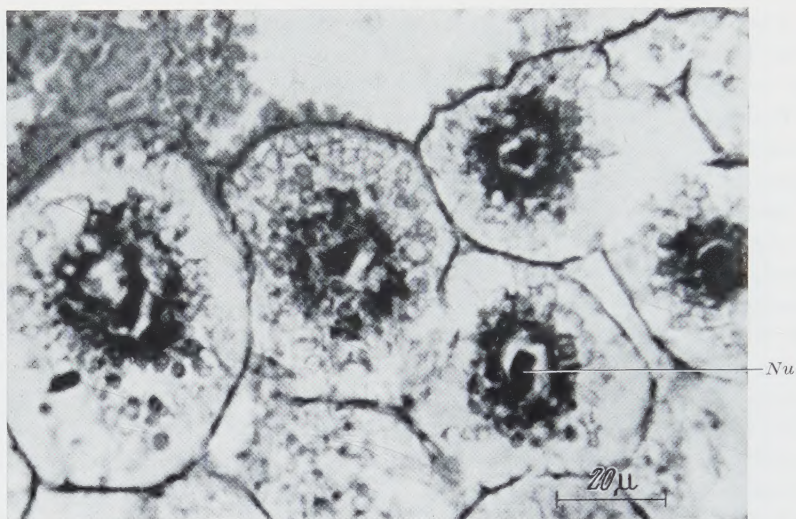


Abb. 3. Fettzellen einer sechstägigen Made. Beachte den vergrößerten Nukleolus *Nu* und die ersten, in Kernnähe auftretenden Eiweißkügelchen

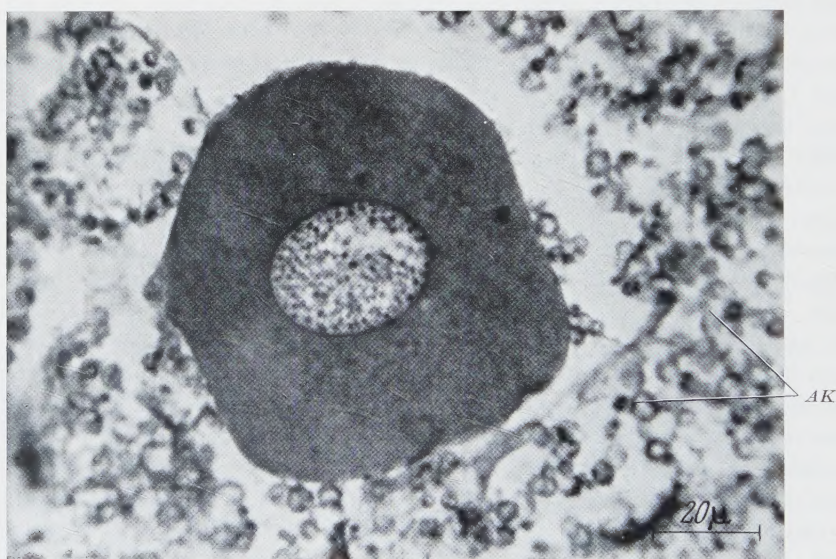


Abb. 4. Maximal entwickelte Oenocyte einer eintägigen Nymphe. Die Fettzellen sind vermehrt mit Albuminoidkügelchen *AK* gefüllt

Man kann niemals alle Larvaloenocyten eines bestimmten Stadiums in ein Schema einordnen. Trotzdem lassen sich zahlenmäßig stark überwiegende und daher typische Erscheinungsformen für jedes Alter der Tiere finden.

Die Fettzellen in der jungen Nymphe sind vermehrt mit Eiweißkügelchen angefüllt. Ihre Kerne sind rund, hufeisen- oder y-förmig. Kerne mit vergrößerten Nukleoli treten nur noch in den Zellen auf, deren Albuminoidkügelchen in Kernnähe liegen. Das Cytoplasma ist netzartig strukturiert. Große Vakuolen fehlen den inneren Fettzellen fast vollständig. Diese Koppelung zwischen der

Zunahme der Eiweißkügelchen und dem Verschwinden der Fettvakuolen wurde häufig bei Insekten beobachtet (BISHOP 1922, HOLLANDE 1914, HUFNAGEL 1918, KREUSCHER 1922, PÉREZ 1902, SCHMIEDER 1928, SCHNELLE 1923). Sie wird dahingehend gedeutet, daß das freie Fett in den Fettzellen sich mit den Eiweißmolekülen zu einem Material verbindet, welches demjenigen der Dotterschollen des Eies vergleichbar ist (KREMER 1925, PÉREZ 1910).

In der zweitägigen Nymphe kommen neben noch prallen, mit Kanälchen versehenen Larvaloenocyten häufiger kleine, basophile Oenocyten vor. Offensichtlich haben diese Zellen schon die Hauptmenge ihres Sekretes abgegeben und befinden sich in einer Ruhepause, oder sie haben ihre Tätigkeit schon beendet. Gegen letztere Annahme spricht jedoch, daß die Larvaloenocyten Kerndeformationen aufweisen, bevor sie endgültig funktionslos werden (s. S. 82). Bei den eben erwähnten Zellen ist das jedoch nicht der Fall. Die noch immer mit Eiweißkügelchen angefüllten Fettzellen weisen jetzt eine äußerst zarte Zellmembran auf. Ihre Kerne sind rund oder sternchenförmig ausgezogen.

Am 11. Entwicklungstag, in der jungen Puppe, erscheinen die Larvaloenocyten noch einmal groß, prall und mit rundem und leuchtendem Kern versehen. Liegen die Oenocyten relativ frei in der Hämolymphe, so zeigen sie eine gleichmäßige, annähernd runde oder ovale Gestalt. Larvaloenocyten, die innig von Fettzellen umgeben sind, zeigen dagegen eine eingedellte Form. Die Eindellung beschränkt sich aber auf die äußere Zellbegrenzung, d.h. der Zellrand paßt sich den weniger leicht deformierbaren Fettzellen an. Kanälchenstrukturen im Plasma der Oenocyten sind selten geworden. Extrem große Oenocyten sind mit kleinen Bläschen durchsetzt. Ihr Cytoplasma ist wieder eosinophil. Das äußere Bild der Fettzellen ist im Wesentlichen unverändert. Neben sternchenförmigen Kernen treten jetzt häufig extrem volumenarme, sichel- oder schlitzförmige Kerne auf, die auf eine momentane Ruhepause in der Kernaktivität schließen lassen.

a) Entstehung der Imaginaloenocyten. Am zwölften Entwicklungstag, in der noch weißäugigen Puppe, entsteht die *zweite Oenocytengeneration* in Gestalt der Imaginaloenocyten.

Über die Entstehung dieser Imaginaloenocyten herrschte lange Zeit Unklarheit. VERNON (1902) z. B. ließ sie aus der Muskulatur entstehen, während KOSHEWNIKOV (1900) und NELSON (1915) ihren Ursprung in der Hypodermis suchen (Zusammenfassung der Autoren bei WIGGLESWORTH 1959). Die Imaginaloenocyten entstehen bei *Apis* in der Hypodermis, und zwar bevorzugt in kleinen Büscheln oder Gruppen. Nach Ablösung von der Hypodermis wandern sie, zunächst noch in Gruppen, in den Fettkörper ein und verteilen sich später regellos zwischen den Fettzellen. Es treten auch gelegentlich zweikernige Imaginaloenocyten auf. Zweikernige Oenocyten bei der Honigbiene wurden, außer von FREUDENSTEIN (1924), bisher nie beobachtet.

Die Larvaloenocyten sind am 12. Entwicklungstag zwar in ihrer Form unverändert, jedoch kleiner. Ihr Cytoplasma ist eosinophil und mit Bläschen durchsetzt. Kanälchenstrukturen sind selten. Die Kernmembran ist häufig nicht mehr glatt, sondern beginnt unregelmäßig zu werden. Diese Deformationserscheinung wird von Chromatinverdichtungen begleitet.

Ähnlich wie KOSHEWNIKOV (1900) konnte ich „Bläschenoenocyten“ beobachten, deren Struktur und Funktion ich nicht deuten kann: eng im Cytoplasma eingeschlossen befindet sich ein großes, rundes „Bläschen“, in dessen netzartig strukturiertem Inhalt sich ein kernähnliches Gebilde befindet. Dieser „Kern“

spricht gegen die Möglichkeit, dieses Gebilde als eine übergroße Sekretvakuole anzusprechen. Ebenso ist seine Deutung als kleine Fettzelle unzulässig, da es viel kleiner ist als die Fettzellen und ihm die Albuminoidkügelchen fehlen. Allerdings kommen sehr enge Verschmelzungen zwischen Larvaloenocyten und Fettzellen in diesem Stadium vor (Abb. 5).

Die Fettzellen sind in der zweitägigen Puppe noch fest begrenzt. Ihre Kerne sind volumenarm. Fettzellen, deren Kerne in einzelne Partikel aufgelöst sind (KRAMER 1962), konnte ich nicht bemerken. Die Füllung der Fettzellen mit Albuminoidkügelchen ist noch unverändert.

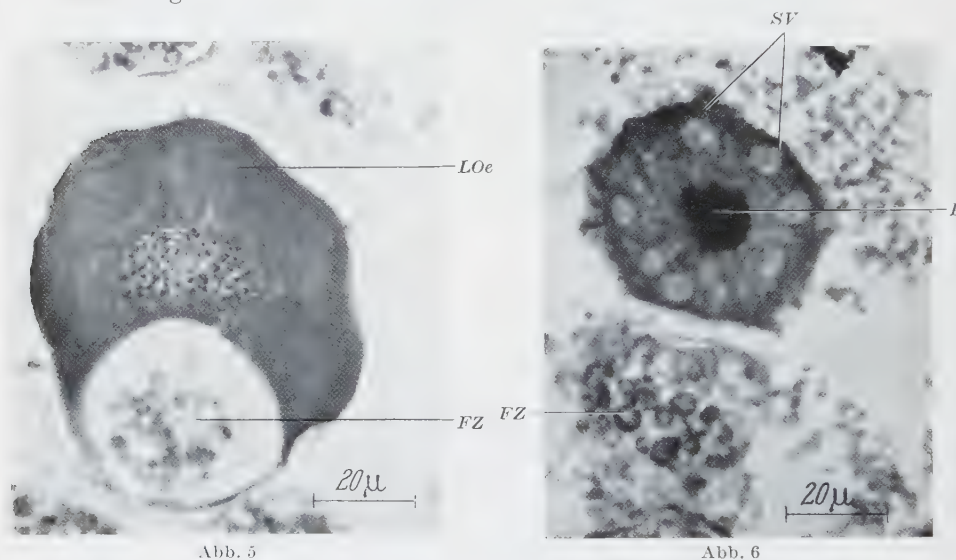


Abb. 5

Abb. 6

Abb. 5. „Phagocytose“ zwischen Larvaloenocyte *LOe* und Fettzelle *FZ*. Man beachte die Kerndeformation der Oenocyte

Abb. 6. Larvaloenocyte mit degeneriertem Kern *K* und Sekretvakuolen *SV*. Die Membranen der Fettzellen *FZ* sind teilweise aufgelöst

b) Degeneration der Larvaloenocyten und Fettzellen (Histolyse). Die Behauptung KRAMERS (1962), daß die Larvaloenocyten in der dreitägigen Puppe (am 13. Entwicklungstag) rund sind und hyalines Cytoplasma besitzen, kann ich nur für ganz wenige Zellen bestätigen. Die überwiegende Mehrheit der Oenocyten zeigt tiefe Eindellungen durch benachbarte Fettzellen, Furchen und Bläschen im Cytoplasma und unregelmäßig bis sternchenförmig begrenzte, dunkelgranulierte Kerne, deren Membranen nicht mehr sicher nachzuweisen sind. Ihr Cytoplasma ist eosinophil.

Die Imaginaloenocyten sind in der dreitägigen Puppe weiter in den Fettkörper eingewandert. Ihre Gruppenbildung haben sie häufig noch beibehalten. Die Fettzellen sind noch immer angefüllt mit acidophilen und einigen basophilen Kügelchen. Ihre Zellmembranen sind äußerst zart, aber noch nachweisbar. Ihre Kerne sind klein.

Daß die Larvaloenocyten und der größte Teil der larvalen Fettzellen während der Histolyse einem Zerfall unterliegen, ist hinlänglich bekannt (ALBRO 1930, BISHOP 1922, HOSSELET 1925, KREMER 1918, KREUSCHER 1922, MURRAY und TIEGS 1935, PARDI 1938, PÉREZ 1902, WIGGLESWORTH 1942, KOCH 1940). Eine

eingehende Schilderung der Degeneration der Larvaloenocyten liegt jedoch nicht vor. Im Folgenden wird daher die Auflösung der Larvaloenocyten und die Histolyse des Fettkörpers ausführlich behandelt.

In der viertägigen Puppe ist bei allen Larvaloenocyten eine *Kerndeformation* zu beobachten (Abb. 6). Die Kerne sind stark granuliert und sternförmig ausgezogen. Sekretvakuolen können kranzförmig auftreten oder über das Cytoplasma verteilt sein. Offenbar wird das Oenocytssekret von manchen Zellen noch einige Zeit gespeichert. Damit wäre das Überleben einiger Larvaloenocyten bis in das hohe Puppenalter hinein verständlich.

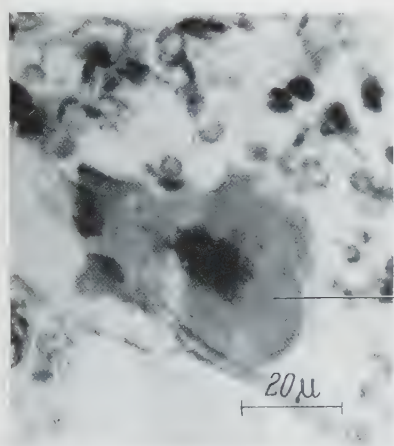


Abb. 7

Abb. 7. In Auflösung begriffene Larvaloenocyte Oe einer siebentägigen Puppe

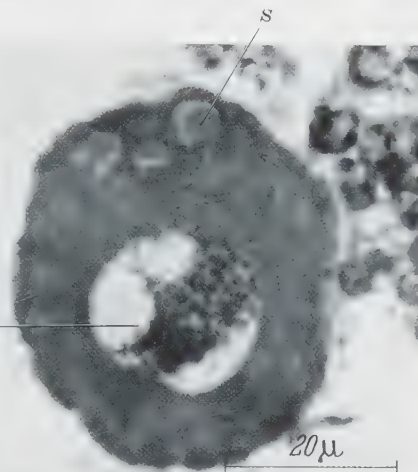


Abb. 8

Abb. 8. Alte Larvaloenocyte mit angefärbtem Sekret S. K Kern der Oenocyte. Färbung: Azan

Die ersten Anzeichen einer beginnenden Histolyse sind in der fünftägigen Puppe zu beobachten. Die Membran der Fettzellen ist noch zarter geworden und wohl bei einigen Zellen schon aufgelöst, wie zahlreiche, in der Hämolymphe schwimmende, mit Azan rot und blau gefärbte Albuminoidkügelchen vermuten lassen. Deutlich wird dieser Zerfall aber erst einen Tag später, in der sechstägigen Puppe, mit Beginn der Histolyse. Es ist zu diesem Zeitpunkt sehr schwierig, brauchbare Präparate herzustellen, da sich die Membranen der inneren, d.h. dem Darm zu gelegenen Fettzellen auflösen und die Zellreste und frei gewordenen Eiweißkügelchen in der Hämolymphe schwimmen. SCHNELLE (1924) vermutet, daß die auf diese Art freigewordenen Stoffe direkt zum Aufbau der imaginalen Organe benützt werden. Dafür, daß das gespeicherte Eiweiß in den Fettzellen jetzt Verwendung findet, spricht die Tatsache, daß in den peripheren und noch erhaltenen Fettzellen die Anzahl der Albuminoidkügelchen abnimmt. Ein Farbumschlag der Albuminoidkügelchen nach blau läßt eine Änderung der Aminosäurezusammensetzung vermuten.

Larvaloenocyten, die jetzt noch zu finden sind, zeigen alle ein Bild völliger Degeneration (Abb. 7). Das Chromatin, mit Azan tief rot gefärbt, liegt teilweise im Cytoplasmarest verstreut, der rote und violette bis rein blaue Tönung annehmen kann.

Schon bei Betrachtung der Oenocyten der zweitägigen Puppe (Abb. 5) kann man sich die Frage stellen, ob vielleicht später die Fettzellen als Phagocyten für das allmähliche Verschwinden der Larvaloenocyten verantwortlich zu machen sind. Nach meinen Beobachtungen verläuft jedoch die Auflösung der Larvaloenocyten in Form einer Autolyse. Die Imaginaloenocyten haben um diese Zeit etwas an Größe zugenommen und liegen, mit Azan blau gefärbt, zwischen den von der Histolyse nicht betroffenen Fettzellen.

In der siebentägigen Puppe weisen die Imaginaloenocyten häufig eine oder mehrere kleine Vakuolen auf. Sie ähneln dann sehr den Larvaloenocyten junger Larven. Chromatinzusammenballungen und „Hofbildungen“ treten jedoch nicht auf. Die blauen Einschlüsse in den Fettzellen werden nun ebenfalls mehr und mehr abgebaut. Die noch vorhandenen Einschlüsse färben sich nur noch an der Peripherie mehr oder weniger blau und bleiben im Zentrum häufig völlig ungefärbt.

Erst zu diesem Zeitpunkt gelang es, das Sekret einer ausnahmsweise noch erhaltenen Larvaloenocyte färbereich darzustellen (Abb. 8). Während sich das Cytoplasma mit Azan tief blau färbt, erscheint das Sekret zart hellblau. Das Kernchromatin ist rot gefärbt. Wahrscheinlich ist das Sekret von der Zelle schon einige Zeit gespeichert worden, da die Oenocyte einen inaktiven Eindruck macht.

c) Bildung der imaginalen Fettzellen. In den letzten beiden Puppentagen vollzieht sich der endgültige Umbau des larvalen in das imaginale Fettgewebe. Die Albuminoidkügelchen verschwinden vollständig, und zwar zuerst in den peripher gelegenen Fettzellen. Diese von Einschlüssen freien Zellen besitzen ein grobmaschiges, von großen Vakuolen durchsetztes Cytoplasma und einen schwach verzweigten, volumenreichen Kern. An dem Auftreten der Vakuolen bzw. an der Fettspeicherung der Zelle, scheint der Fettzellenkern wiederum beteiligt zu sein. In der eben geschlüpften Imago sind die Larvaloenocyten vollständig durch die Imaginaloenocyten ersetzt. Sie liegen unregelmäßig zwischen den imaginalen Fettzellen verteilt.

3. Zell- und Kernmessungen als Belege für die Abhängigkeit der Oenocytengrößen von dem Alter der Tiere

Bei cytologischen Untersuchungen gilt allgemein die Regel, daß die Aktivität einer Drüsenzelle abhängig von ihrem Volumen ist; ähnliche Beziehungen gelten für das Kernvolumen (BRACHET 1961, Vol. V). Es gibt Drüsenzellen mit einer kontinuierlichen Aktivität, die keine sichtbaren morphologischen Veränderungen zeigen und solche, die deutliche Kennzeichen einer rhythmischen Aktivität aufweisen. Bei diesem zuletzt genannten Zelltyp nimmt das Kernvolumen zu Beginn der intrazellulären Synthese ab, um beim Sekretspeicherungsprozeß wieder zuzunehmen (NIKOLAJ 1939, zit. nach BRACHET 1961). Diese Erkenntnisse wollten wir uns durch Zell- und Kernmessungen nutzbar machen. Da eine Volumenberechnung durch die oft unregelmäßige Form der Oenocyten verhindert wird, begnügte ich mich mit der Feststellung des jeweils kleinsten und größten Durchmessers, sowohl des Zellkörpers als auch des Kernes. Auf diese Weise wird zwar die wirkliche Größe der Oenocyten nicht erfaßt; da aber erhebliche Volumenunterschiede in den einzelnen Stadien bestehen, ist eine Aussage über den jeweiligen Entwicklungszustand der Larvaloenocyten möglich. Jeder eingetragene Punkt in den folgenden Kurven wurde als Mittelwert von ca. zehn

Tieren errechnet, von denen wiederum jeweils 10–20 Oenocyten ausgemessen wurden. Gemessen wurden nur Zellen, die durch die Kernmitte geschnitten sind, diese aber in systematischer Reihenfolge, also ohne subjektive Auswahl. Die statistische Berechnung erfolgte nach PÄTAU (1943).

In Abb. 9 ist der allmähliche Größenanstieg der Larvaloenocyten in der Rundmade und die Erreichung eines Maximums in der jungen Streckmade festzustellen. Bis zum Schlüpfen der weißen Puppe bleibt dieses Maximum bestehen, um dann wieder gleichmäßig, praktisch bis zu der Autolyse der Larvaloenocyten, abzunehmen. Nach dem oben Gesagten fällt die intensivste sekretorische Tätigkeit der Larvaloenocyten demnach in das Nymphenstadium; daraus kann man schließen, daß eine ihrer Hauptfunktionen eng mit der Verpuppung der Tiere und den sich daran anschließenden Prozessen in Zusammenhang steht.

Die schwarzen Punkte in Abb. 9 entsprechen dem Material eines zweiten Versuches. Die Oenocytengrößen der 6tägigen Tiere lassen sich gut in die Entwicklungskurve einfügen; diejenigen der 10tägigen Tiere liegen niedriger, passen jedoch ebenfalls in den Kurvenverlauf.

Abb. 10 stellt das Wachstum der Larvaloenocytenkerne in Abhängigkeit von dem Alter der Tiere dar. Bis zum 9. Entwicklungstag ist auch hier ein relativ gleichmäßiger Anstieg der Kerngrößen bis einen Tag nach dem Deckeln der Zellen zu verzeichnen. Der Abfall der Oenocytenkurve am 12. Tag, bei der Verpuppung der Tiere, findet eine Parallele in den Speicheldrüsen von *Drosophila* (LESHER 1951a, b) und *Apis* (PAINTER 1945). Hier erfolgt ebenfalls eine allmähliche Zunahme der Kerngrößen während des Larvenstadiums. Mit Beginn der Verpuppung setzt dann eine plötzliche Abnahme der Kernvolumina ein, die von den Autoren als Kennzeichen der Histolyse der Speicheldrüsen bezeichnet wird. Die Kernvolumenzunahme darf man wohl mit LESHER (1951a, b) und KRAMER (1962) auf eine Polyploidisierung zurückführen.

Zwischen Larvaloenocytenplasma- und Kernwachstum besteht eine annähernd lineare Abhängigkeit (Abb. 11). Ein Sekretionsrhythmus der Larvaloenocyten, der mit den sechs Häutungen der Bienenlarve in Zusammenhang steht, kann nicht gefunden werden (vgl. Tabelle).

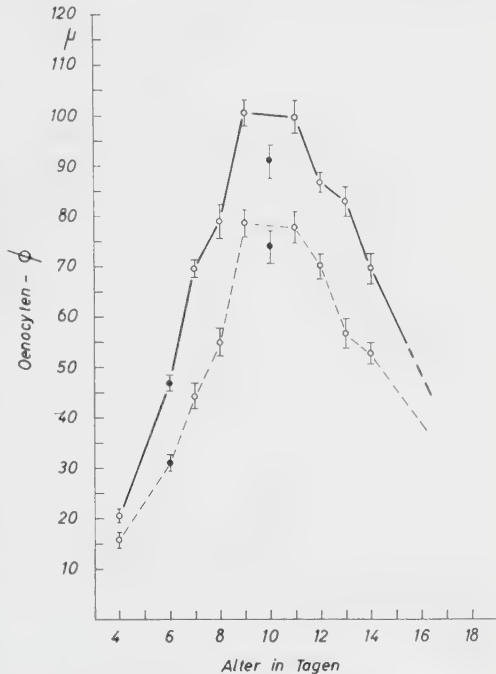


Abb. 9. Größe der Larvaloenocyten in Abhängigkeit von dem Alter der Bienen. Zu jedem Mittelwert von ca. zehn Tieren mit je 10–20 Einzelmessungen ist die mittlere Abweichung (σ) der Einzelwerte angegeben. — bedeutet den größten Durchmesser der Larvaloenocyten; ---- bezeichnet ihren kleinsten Durchmesser. (Die schwarzen Punkte stammen vom Material eines zweiten Versuches)

4. Exkretzellen

Der Vollständigkeit halber sollen die Urat- oder Exkretzellen erwähnt werden. SCHNELLE (1924) gab ihnen diesen Namen, nachdem es ihm gelungen war, in ihnen Harnkonkremente nachzuweisen. Sie liegen zwischen den Fettzellen eingebettet und sind bei Azanfärbung leicht an ihrer hellblauen Farbe zu erkennen.

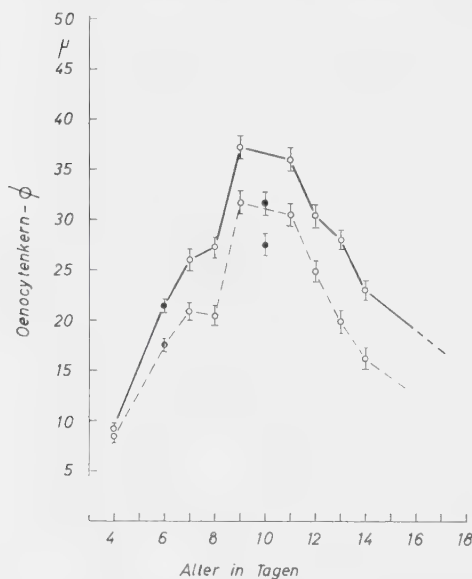


Abb. 10

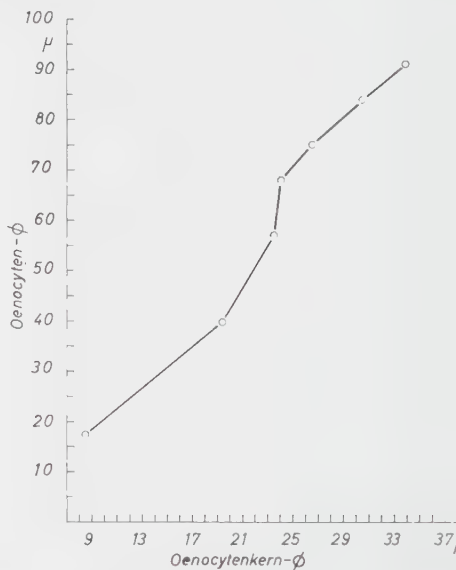


Abb. 11

Abb. 10. Größe der Larvaloenocytenkerne in Abhängigkeit von dem Alter der Tiere. — bedeutet den größten Kerndurchmesser; ---- bezeichnet den kleinsten Kerndurchmesser. Die eingetragenen Abweichungen (σ) stellen die Mittelwerte der Abweichungen der Einzelwerte dar

Abb. 11. Bildet man den Mittelwert aus den Durchmessern der Larvaloenocyten bestimmter Entwicklungsstadien und trägt ihn in Abhängigkeit der dazugehörigen Mittelwerte aus den Durchmessern der Oenocytenkerne ein, so ergibt sich eine annähernd lineare Korrelation

C. Diskussion der Ergebnisse

Wie wir gesehen haben, lassen sich typische Sekretionsmerkmale in den Larvaloenocyten der eben geschlüpften Made bis zu denen der jungen Puppe hin verfolgen. Dabei weisen die Oenocyten keine rhythmische Sekretauusschüttung auf, sondern steigern allmählich ihre Tätigkeit; das läßt die relativ gleichmäßige Volumenzunahme erkennen. Während der Embryonalentwicklung gibt es noch keine Oenocyten; sie werden erst kurz vor dem Schlüpfen der kleinen Made gebildet. Kurze Zeit danach beginnt ihre Tätigkeit, wird während des Larvenlebens langsam gesteigert und erreicht ihren Höhepunkt kurz nach dem Verdeckeln der Zellen in der jungen Nymphe. Nach dem Schlüpfen der Puppe bleiben die Larvaloenocyten nur noch kurze Zeit funktionsfähig und unterliegen dann, mehr oder weniger schnell, einer völligen Degeneration. Demnach ist das Oenocytensekret nur für die Embryonalentwicklung entbehrlich, für die sich daran anschließende Larvenentwicklung jedoch unbedingt notwendig.

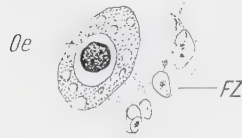
KRAMER (1962) macht die Larvaloenocyten nur für den Umbau der acidophilen in die basophilen Substanzen in den Fettzellen verantwortlich. Mögen die Oenocyten auf die Fettzellentätigkeit auch einen Einfluß haben, so ist ihr Aktivi-

tätszyklus damit jedoch in keiner Weise erklärt. Erstens sind sie schon aktiv, wenn noch keine acidophilen oder basophilen Einschlüsse in den Fettzellen vorhanden sind, zweitens sind die Oenocyten bei dem Abbau der Albuminoidkügelchen im späten Puppenstadium nicht mehr funktionsfähig. SCHMIDT (1961) schließt aus der Tatsache, daß bei *Formica* das Maximum der Oenocytengröße erst nach der Puppenhäutung erreicht wird, daß die Oenocyten hier zum Aufbau der imaginalen Organe gebraucht werden und die larvalen Reservestoffe mobilisieren. Für die häufig geäußerte Vermutung, daß die Oenocyten für die Häutungsvorgänge verantwortlich zu machen sind (ALBRO 1930, KOLLER 1929, YOKOYAMA 1936) fanden sowohl SCHMIDT (1961) bei *Formica*, als auch ich bei *Apis* keinerlei Anhaltspunkte.

Nach SCHMIDT (1961) fallen bei den Formiciden die Aktivitätsmaxima der Larvaloenocyten während der Puppenphase mit der stärksten Tätigkeit der Corpora allata zusammen. Auch HUBER (1958), DAY (1943) und VOGT (1948) fanden mit Hilfe von Schnürversuchen und Exstirpationen Koppelungen zwischen Corpora allata- und Oenocytentätigkeit. PFLUGFELDER (1952) stellte für *Apis* eine Aktivitätskurve der Corpora allata auf. Ein Vergleich seiner Kurve mit Abb. 9 zeigt auch hier eine überraschende Übereinstimmung: Die Maxima der Corpora allata und der Larvaloenocyten werden beide in der jungen Streckmade erreicht. Diese auffällige Parallelität zwischen den direkt an der Bildung des Verpuppungshormons beteiligten Corpora allata und den Larvaloenocyten deutet auf eine innige Beteiligung der Oenocyten an den Vorgängen bei der Verpuppung.

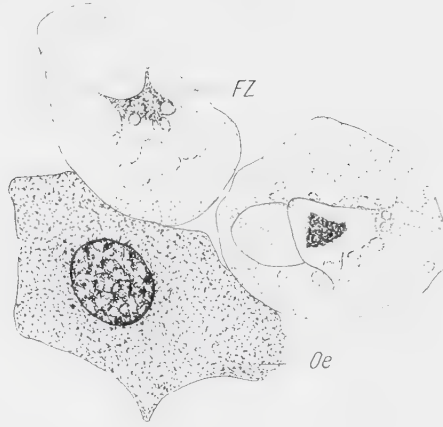
HADORN und NEEL (1938) folgerten, daß die Ringdrüse bei *Drosophila* zwar die Pupariumbildung beeinflusst, daß aber für die Entwicklung der Imaginalscheiben andere Faktoren hinzukommen müssen. Betrachtet man den Entwicklungsverlauf der Larvaloenocyten von *Apis*, sowohl in bezug auf die Gesamtentwicklung, als auch besonders im Hinblick auf ihr Maximum während der Bildung der imaginalen Anhänge der Tiere, so kann man folgende Hypothese über die Aufgaben der Larvaloenocyten aufstellen: Da die Larvaloenocyten schon in der jungen Larve Aktivitätsmerkmale aufweisen, können sie an den Stoffwechselvorgängen und der Larvalorganbildung beteiligt sein. Ihr auffälliges Volumenmaximum während der Nymphenzeit fällt mit einem Maximum der Corpora allata-Tätigkeit zusammen. Deshalb liegt die Vermutung einer hormonalen Steuerung der Oenocytentätigkeit nahe. Da die Corpora allata das Hormon für die Verpuppung direkt liefern (s. PFLUGFELDER 1952), bliebe für die Oenocyten die Bildung eines Sekretes (Hormon?), welches die Imaginalscheiben anregt und die imaginale Differenzierung steuert. Für diese Hypothese spricht, daß die Larvaloenocyten gerade zum entsprechenden Zeitpunkt (9.—11. Tag) maximal entwickelt sind. Ist die Imago äußerlich gebildet, also zum Zeitpunkt der Puppenhäutung (11. Tag), werden die Larvaloenocyten nicht mehr benötigt und degenerieren in der jungen Puppe völlig. Möglich ist ferner, daß die Larvaloenocyten auch den Anstoß für die Bildung der inneren imaginalen Organe geben. Für die Histolyse des Fettkörpers werden sie jedoch nicht benötigt, da sie zu diesem Zeitpunkt nicht mehr funktionsfähig sind. In Abb. 12 sind noch einmal die charakteristischen Veränderungen der Larvaloenocyten und der Fettzellen in Abhängigkeit von dem Entwicklungszustand der Bienenlarve zusammengestellt.

Entw.-Tag Entw.-Stufe

4. Made
zweitägig

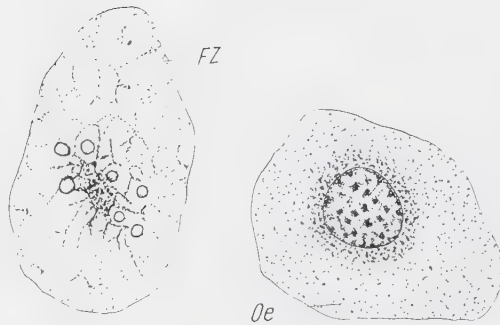
Oenocyten: beginnende Sekretion („Kernhöfe“ und Vakuolen).

Fettzellen: beginnende Vakuolisierung.

7. Made
fünftägig

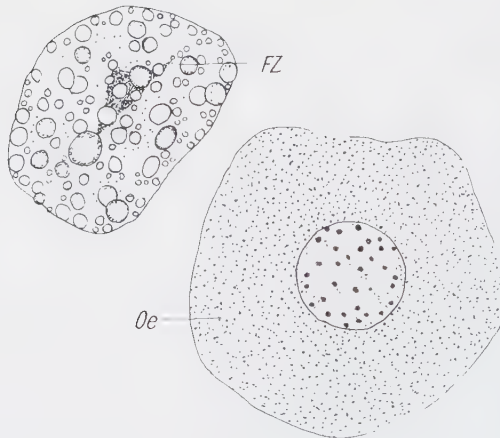
Oe: Volumenzunahme, d. h. steigerte Aktivität.

FZ: Volumenzunahme und beginnende Kernsekretion.

8. Made
sechstägig

Oe: Basophile Ringstruktur um den Kern, d. h. Sekretbildung.

FZ: Auftreten der ersten Albuminoidkugeln in Kernnähe.

9. Nymphe
eintägig

Oe: max. Volumen gleichbedeutend mit max. Sekretionsaktivität.

FZ: max. Füllung mit Albuminoidkugeln.

Abb. 12

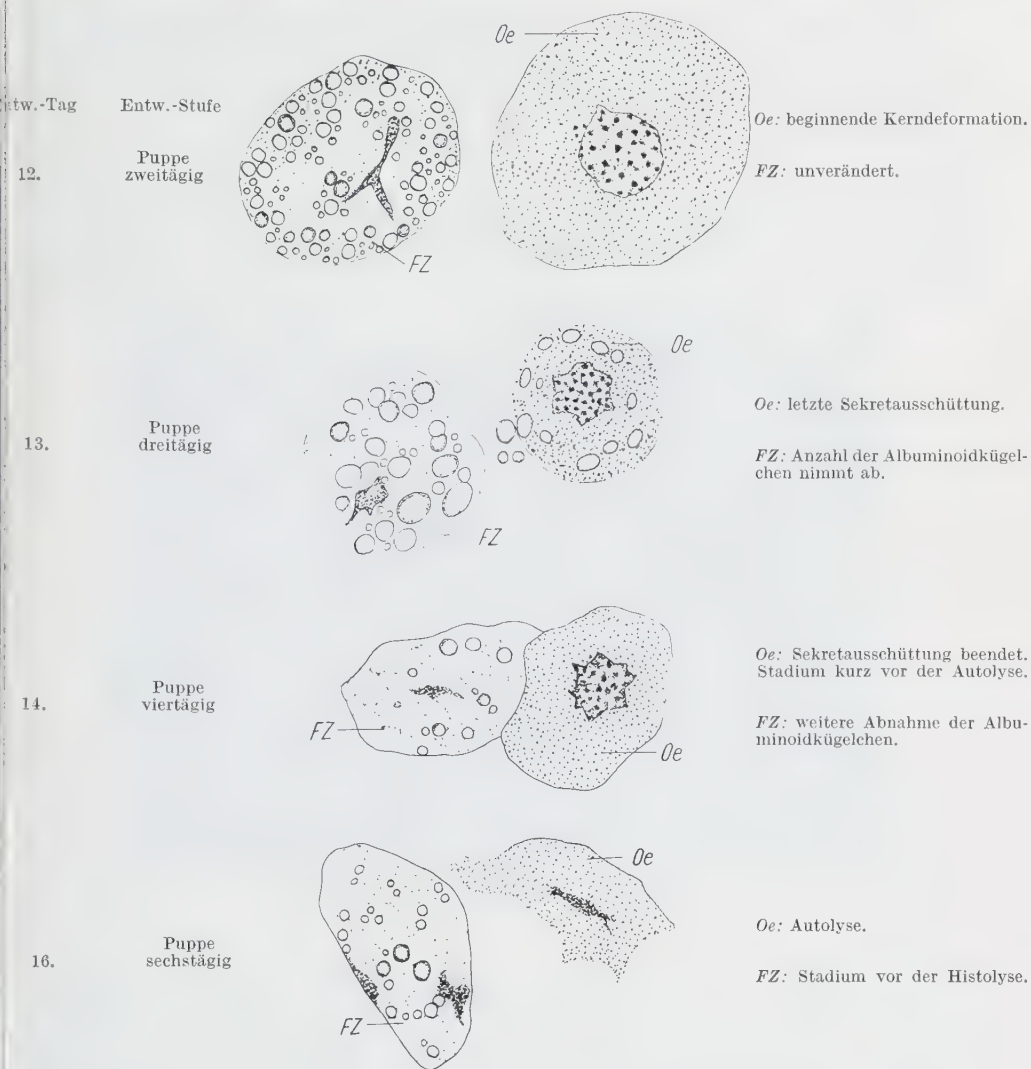


Abb. 12. Übersicht über die Veränderungen der Larvaloenocyten und Fettzellen während des Larvallebens der Honigbiene

D. Fettkörper und Wachsdrüsenentwicklung normaler Stockbienen

Jede Biene übt im Laufe ihres Imaginallebens eine bestimmte Anzahl von Tätigkeiten aus. Etwa vom 3.—13. Lebenstag sind die Futtersaftdrüsen der Arbeiterin maximal entwickelt (RÖSCH 1927) und ermöglichen der Biene, sich mit Brutpflege zu beschäftigen. Anschließend ist sie als Baubiene tätig und wechselt, ungefähr am 18. Tag, als Wächter in den Außendienst über. Den Rest ihres Lebens verbringt sie dann als Tracht- bzw. Flugbiene. Diese Arbeitsteilung ist jedoch nicht streng fixiert, sondern richtet sich weitgehend nach Angebot und Nachfrage (LINDAUER 1952, RÖSCH 1927, 1930).

Wir gehen im Folgenden der Frage nach, welche Zusammenhänge zwischen der altersgebundenen Entwicklung der Wachsdrüsen und der Aktivität des Fettkörpers, besonders der Oenocyten, besteht.

Material und Methode

Um Imagines bekannten Alters untersuchen zu können, wurde gedeckelte Brut im Thermostaten zum Schlüpfen gebracht. Die geschlüpften Tiere wurden sofort nach der Methode von v. FRISCH (1922) markiert und einem Krainer-Volk zugegeben. Von den weggefangenen Tieren wurde nur das Abdomen fixiert, in welches dorsal eine kleine Öffnung

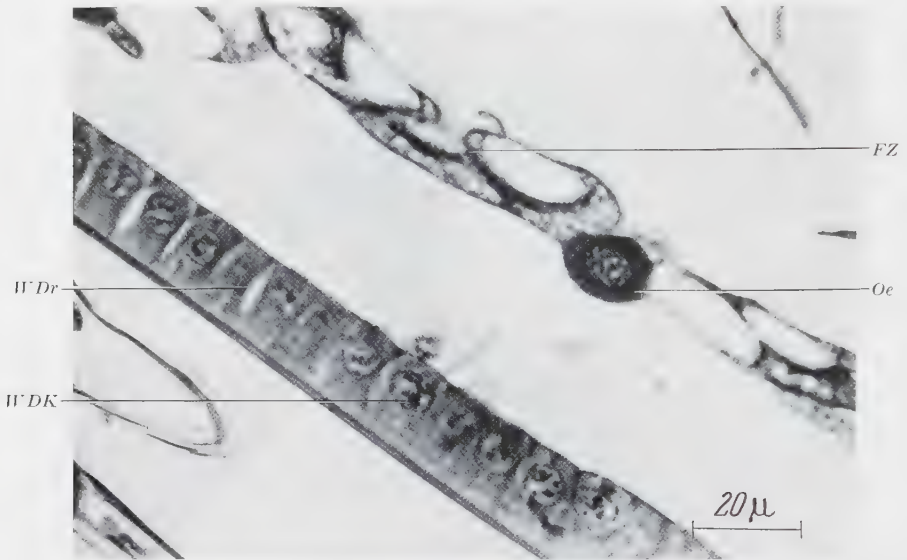


Abb. 13. Wachsdrüse *WDr*, Fettzellen *FZ* und Oenocyten *Oe* einer eintägigen Imago. *WDrK* Wachsdrüsenkerne. Fix. Gilson, Färbung: Häm./Eosin, Schnittdicke 7 μ , Ok. 12,5, Obj. 50

geschnitten wurde, um das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit zu erleichtern. Eine zusätzliche Beschleunigung der Fixierung wurde durch vorsichtiges Exsiccieren erzielt. Fixierungsflüssigkeiten: Gemische nach Gilson, Champy, Blum-Sjöbring, Carnoy und Bouin. Die Einbettung erfolgte ohne Erweichen des Chitins über Methylbenzoat in hartes Paraffin (Schmp. 57–60° C). Gefärbt wurde mit Hämatoxylin/Eosin und Azan. Zur Kontrolle dienten Frischpräparate, die durch Herauspräparieren des Fettkörpers in physiologischer Kochsalzlösung und Färben des Gewebes mit Methylblau (gelöst in physiologischer NaCl-Lösung) gewonnen wurden.

a) **Jungbienen.** Abb. 13 und Abb. 14 zeigen den Fettkörper und die Wachsdrüsen einer eintägigen Biene. Die Imaginaloenocyten liegen dicht zwischen den Fettzellen eingebettet. Ihre Form ist vorwiegend oval. Ihr Kern ist relativ groß, regelmäßig begrenzt und mit gleichmäßig verteilten Chromatinkörnchen versehen. Das Cytoplasma erscheint fein granuliert; es ist eosinophil. Die Fettzellen besitzen einen volumenreichen, teilweise verzweigten Kern. Abgesehen von ein bis zwei großen Vakuolen ist das Cytoplasma netzartig strukturiert.

Die Wachsdrüsen solcher Jungbienen (Abb. 13) werden von einem schon relativ gut entwickelten, palisadenförmigen Epithel dargestellt. Ihre Kerne sind rund. Zwischen den einzelnen Zellen können Zwischenräume auftreten, die eine

hyaline Substanz enthalten. Die Bedeutung dieser Zwischenräume ist noch nicht eindeutig geklärt. Man vermutet in ihnen Depots für das abgesonderte Wachs. Diese Deutung ist für Jungbienen jedoch sicher unrichtig, da diese Tiere noch kein Wachs produziert haben. ARNHARD (1906) bezeichnet sie als Lufträume.

Wie weit sich das Bild des Fettkörpers durch Fixierung und Nachbehandlung der Schnitte verändert, zeigt ein Vergleich mit frischem, unfixierten Gewebe (Abb. 14). Die Oenocytenkerne sind hier groß und prall, mit einer gut sichtbaren Membran umgeben. Der Zellkörper der Oenocyten ist zum größten Teil von den Fettzellen verdeckt. Die Fettzellen sind so reich mit Fettkügelchen angefüllt, daß die Zellgrenzen meistens nicht mehr zu erkennen sind.

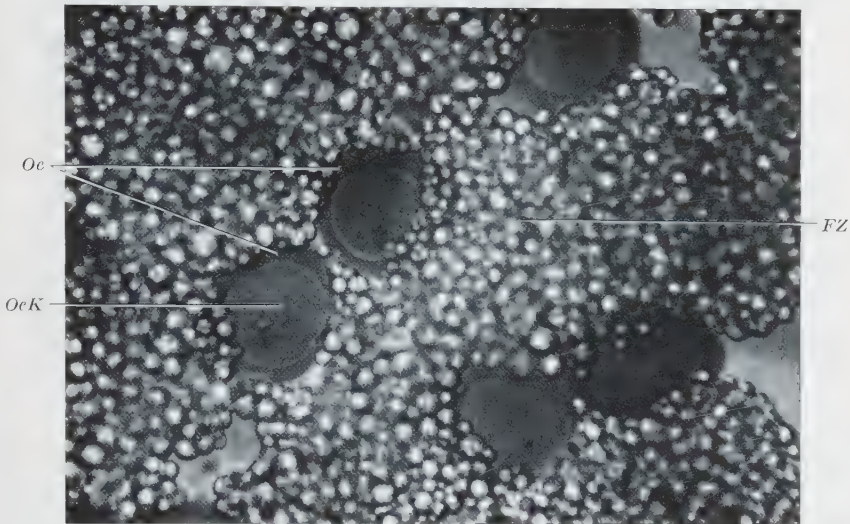


Abb. 14. Frischpräparat des Fettkörpers einer eintägigen Biene. *OeK* Oenocytenkerne, *Oe* Imaginal-oenocyten, *FZ* Fettzellen. Färbung: Methylenblau

Mit zunehmendem Alter der Tiere ändert sich zunächst nur wenig in der Ausbildung des Fettkörpers. Eine gewisse Aktivität der Imaginaloenocyten äußert sich in einer schwachen Zunahme der Basophilie der Zelle, oder in einer basophilen Ringstruktur um den Kern herum. In den Fettzellen deutet das Verschwinden großer Vakuolen einen Umbau des gespeicherten Fettes an. An die Zellmembran schließt sich nach innen zu häufig eine homogene, schmale Zone an. Die Wachsdrüsen sind zunächst noch unverändert.

Gegen Ende der Brutpflegetätigkeit, wenn die Futtersaftdrüsen zurückgebildet werden und die Biene sich umstellt, um als Baubiene tätig zu sein, steigert der Fettkörper plötzlich seine Aktivität erheblich. Die Oenocyten zeigen dabei Kernbilder, wie wir sie schon bei den Larvaloenocyten zum Zeitpunkt erhöhter Aktivität gefunden haben. Das Volumen der Oenocyten nimmt ebenfalls, vorerst jedoch nur mäßig zu. In den Fettzellen sind die großen Vakuolen vollständig verschwunden. Ihre Kerne sind gut ausgebildet. Das Wachsdrüsenepithel beginnt nun ebenfalls aktiv zu werden. Seine Entwicklung ist ein Maßstab für die Einordnung eines Tieres als Baubiene.

b) **Baubienen.** Eine Arbeiterin wurde nach der Höhe der Wachsdrüsen als Baubiene eingestuft, sofern keine Wachsschuppen beobachtet wurden. Nach GONTARSKI (1936) hört die Wachssekretion bei einer Höhe von etwa 20μ auf, nach LINDAUER (1952) und FREUDENSTEIN (1961) bei 25μ .

Bei wachsausschwitzenden Baubienen nehmen die Oenocyten erheblich an Größe zu. Um die Chromatinsubstanz innerhalb des Oenocytenkernes herum kann wieder ein unfärbbarer Hof auftreten, wie wir ihn schon bei den Larval-oenocyten beobachten konnten (vgl. S. 77). Bei den Wachsdrüsen der Bau-

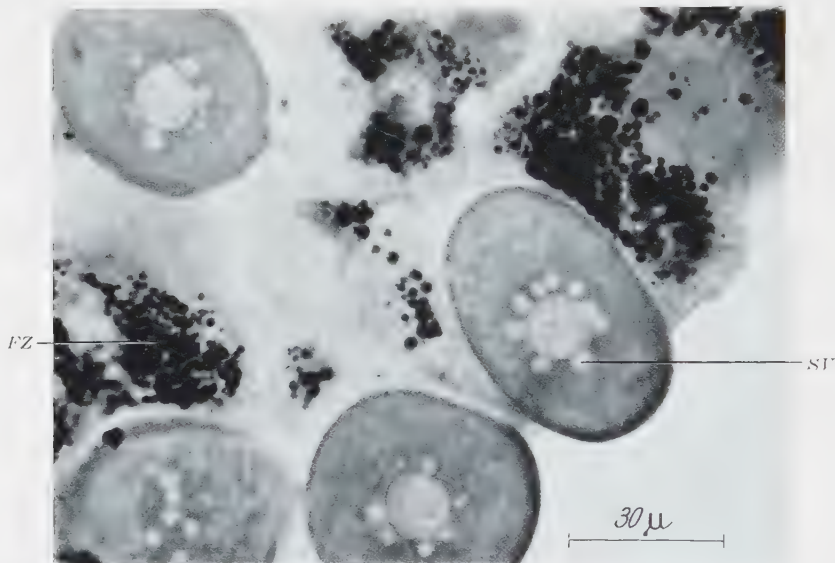


Abb. 15. Maximal entwickelte Oenocyten mit Sekretvakuolen *SV* einer 15tägigen Baubiene. Fettzellen *FZ* mit Fetteinschlüssen. Fix. Champy

bienen sind außer der Höhe des Epithels auch die Veränderungen der Kernformen gegenüber den Jungbienen ein charakteristisches Merkmal für ihre maximale Entwicklung: Bei den Jungbienen sind die Kerne rund (Abb. 13), bei den Baubienen sind sie oval.

Den nächsten Schritt der Oenocytensekretion zeigt Abb. 15. Die unfärbbare Ringzone ist verschwunden; statt ihrer hat sich ein Sekret in kleinen Vakuolen außerhalb der Kernmembran angesammelt. In der Abb. 15 sind die fettähnlichen Substanzen mit Osmiumsäure (Osmiumtetroxyd Merck) angefärbt. Nichtvakuolierte Cytoplasmastellen in den Fettzellen, die sich mit zunehmendem Alter der Tiere bilden, sind demnach nicht mit Fettsubstanzen gefüllt.

Nach KRAMER (1962) treten in der Bauphase typisch gelappte Oenocyten auf. Für diese Feststellung, wie für alle histologischen Aussagen KRAMERS, vermißt man jedoch jegliches Belegmaterial. Nach meinen Ergebnissen kommen bei Baubienen nie gelappte Oenocyten vor (vgl. Abb. 22). Ferner schreibt KRAMER, daß die großen Oenocyten bevorzugt im ventralen Gebiet des Tieres, also in Wachsdrüsennähe, liegen. Um diese Aussage zu prüfen, wurden bei den später zu besprechenden Zellmessungen die Oenocyten je nach Lage getrennt ausgemessen. Dabei ergaben sich keinerlei Größenunterschiede in bezug auf ihre Lage

im Fettkörper. Auch bestehen keinerlei Unterschiede im Auftreten von Aktivitätsmerkmalen zwischen ventral, caudal und dorsal gelegenen Oenocyten. REIMANN (1952) und FREUDENSTEIN (1960) fanden ebenfalls während der Bauphase maximal entwickelte Oenocyten. Die von FREUDENSTEIN für normale Stockbienen gefundene Korrelation zwischen Wachsdrüsenhöhe und Oenocytengröße kann ich bestätigen (s. S. 102).

An die Bautätigkeit der Arbeiterin schließen sich im allgemeinen der Wächter- und der Sammeldienst an. Da die Wachsdrüsen zu diesen Tätigkeiten nicht mehr

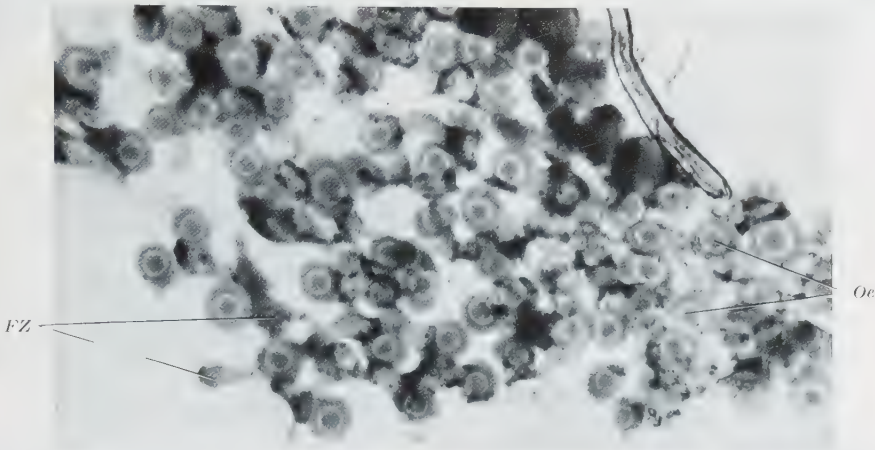


Abb. 16. Frischpräparat der Fettzellen FZ und Oenocyten Oe einer Flugbiene. Färbung: Methylenblau. Ok. 12,5, Obj. 10

benötigt werden, degenerieren sie. Die Biene wird somit zur Tracht- bzw. Flugbiene.

e) Flugbienen. Bei Flugbienen ist das Volumen der Oenocyten gegenüber dem bei Baubienen stark zurückgegangen. Trotzdem können noch Vakuolen außerhalb der Kernmembran beobachtet werden. Basophile Ringstrukturen sind teilweise um den Kern herum sichtbar, oder das gesamte Cytoplasma ist dunkel granuliert. Diese Strukturen beweisen, daß die Oenocyten sicher nicht *nur* während der Bauphase gebraucht werden, wie KRAMER (1962) behauptet, sondern bei Flugbienen immer noch eine Funktion ausüben. Diese Aussage wird auch durch Frischpräparate bestätigt (Abb. 16). Die hellen Höfe um die Oenocytenkerne (Abb. 16) sind durch Reduktion des zur Färbung benutzten Methylenblaus entstanden. Zu beachten ist, daß bei einer eintägigen Biene (Abb. 14) diese Entfärbung nicht, bzw. nur minimal auftrat. GLASER (1912) gelang es, in den Oenocyten der Leopardennotte (*Zenzero pyrina*) eine Oxydase nachzuweisen. Nach Abb. 16 ist auch bei *Apis* in den Oenocyten zu manchen Zeiten ein Redoxsystem aktiv. Die Fettzellen sind bei relativ jungen Trachtbienen gut ausgebildet. Große Vakuolen treten nicht auf, die Kerne sind volumenreich.

Bei völlig degenerierten Wachsdrüsen von Flugbienen kann das Drüsenepithel bis zu einer Höhe von etwa 3μ zurückgebildet sein. Die Zellgrenzen sind dann nicht mehr wahrnehmbar. Die Kerne sind abgeplattet und liegen quer zur Höhe der Wachsdrüsenzellen.

Bei sehr alten, oder zumindest sehr verbrauchten, Flugbienen kann der ganze Fettkörper Degenerationserscheinungen aufweisen. Die Oenocyten zeigen dann eine unregelmäßige Form. Ihr Kern tritt nicht mehr deutlich in Erscheinung, sondern das ganze Zentrum der Zelle färbt sich stark mit Hämatoxylin und läßt keine Strukturen mehr erkennen. Die Fettzellen können ähnliche Degenerationserscheinungen aufweisen.

d) Winterbienen. In einer Art Ruhepause scheinen sich die Oenocyten von Winterbienen zu befinden. Sie sind relativ klein und zeigen keinerlei Sekretionsmerkmale. Ihre Affinität zu Farbstoffen ist gering. Die Fettzellen dagegen sind mächtig ausgebildet und mit Reservestoffen vollgestopft, wie der im Präparat erkennbare dichte körnige Niederschlag beweist.

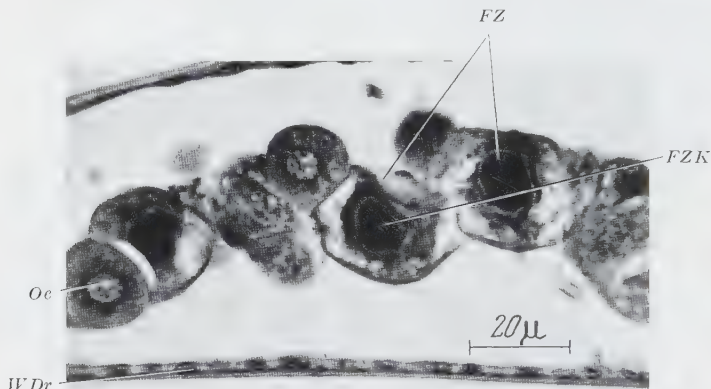


Abb. 17. Kernanomalien der Fettzellen *FZ* einer stark mit *Nosema* infizierten, 20tägigen Flugbiene *FZK* Fettzellenkerne, *Oc* Oenocyten, *WDr* Wachsdrüsen. Färbung: Azan

Da der gesamte Stoffwechsel der Bienen während der Winterruhe auf ein Minimum beschränkt ist, ist der inaktive Eindruck der Oenocyten, falls man sie als in den Stoffwechsel eingeschaltete Elemente betrachtet, verständlich. Die Fettzellen indessen dienen als Vorratsspeicher (MAURIZIO 1960) und sind dementsprechend mächtig entwickelt.

e) Beobachtungen an stark mit *Nosema* infizierten Tieren. Bei Durchsicht der zahlreichen Schnittserien fielen manchmal Fettzellen auf, wie sie Abb. 17 zeigt. Größe und Ausbildung dieser Zellen sind normal, doch lassen ihre Kerne eine fortgeschrittene Karyolyse erkennen. Bei Azanfärbung sind im Kern keinerlei Strukturen mehr zu erkennen; der gesamte Kernraum erscheint homogen und ist tief rot gefärbt. Die Oenocyten, Wachsdrüsen und die anderen Gewebe der Leibeshöhle zeigen ein normales Aussehen. Beim Vergleich mit dem Darmepithel der Tiere zeigte sich eine Auffälligkeit: Die Fettzellenkerndeformation fiel immer zusammen mit einem äußerst starken *Nosema*-Befall des Tieres. Bei nur leichtem Befall zeigten sich keine Veränderungen an den Fettzellenkernen. Es scheinen demnach Stoffe, vielleicht Abfallprodukte, von dem Erreger abgeschieden zu werden, die eine toxische Wirkung auf die Fettzellen direkt oder sekundär ausüben und den Zerfall der Kerne bewirken. Im Rahmen dieser Arbeit wurde dieses Problem nicht weiter verfolgt.

E. Oenocyten bei Geschlechtstieren

a) Drohnen. Larvaloenocyten sind vorhanden, die sich nicht wesentlich von denjenigen der Arbeiterinnen unterscheiden. Bei erwachsenen Drohnen konnte ich weder an Schnitt- noch an Frischpräparaten Oenocyten finden (s. auch KRACK 1953) KRAMERS (1962, S. 79) Behauptung, die Oenocyten der erwachsenen Drohne blieben stets tetra- oder oktoploid, kann ich daher nicht bestätigen.

b) Königinnen. Die Oenocyten der Königin (Abb. 18) liegen zahlreich zwischen den zumeist viel größeren Fettzellen. Bemerkenswert ist ihre geringe Affinität zu Farbstoffen:

Bei Azanfärbung färbt sich das Chromatin intensiv rot, das Cytoplasma jedoch bleibt völlig ungefärbt. Die Oenocyten liegen vorzugsweise in kleinen Gruppen zusammen; ihre Form ist dann unregelmäßig, da sie sich eng aneinanderschmiegen.

F. Fettkörper- und Wachsdrüsenentwicklung von Flugbienen mit regenerierten Wachsdrüsen

Die folgenden Untersuchungen wurden durchgeführt, um die Angaben von RÖSCH (1927, 1930) in bezug auf einen direkten Stofftransport zwischen Fettkörperelementen und regenerierenden Wachsdrüsen — nach Auflösen der Zell-

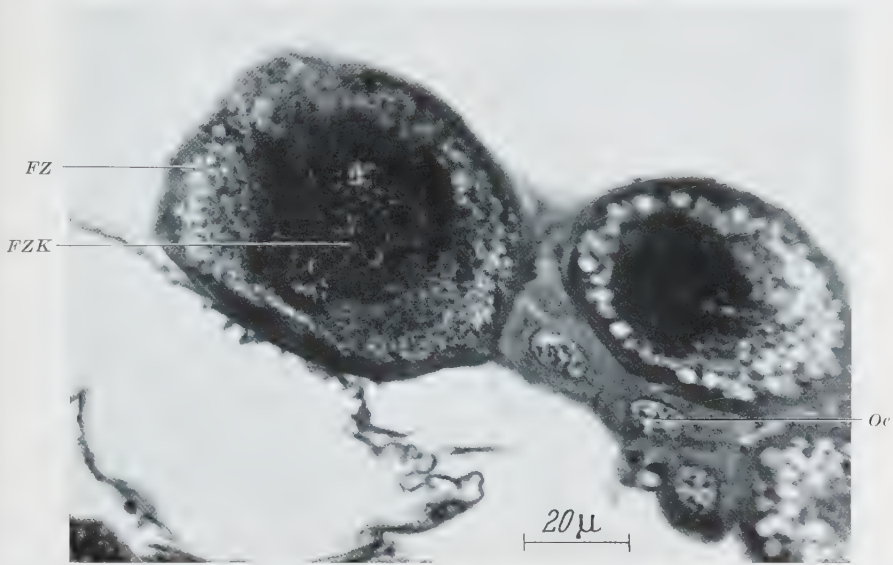


Abb. 18. Oenocyten Oe und Fettzellen FZ einer Königin. FZK Fettzellenkerne. Färbung: Azan

membran — nachzuprüfen (s. S. 75). Gleichzeitig wurde die Cytologie des Fettkörpers und der Wachsdrüsen solcher wieder zum Bauen veranlaßter Flugbienen sowohl an Schnitt- als auch an Frischpräparaten bearbeitet.

1. Versuchsanordnung

Alte Trachtbienen kann man in einem sog. Umstellungsversuch veranlassen, ihre rückgebildeten Wachsdrüsen noch einmal zu regenerieren. Einem normalen Volk wurden ca. 4 Wochen lang täglich 100 markierte Jungbienen bekannten Alters zugesetzt (s. S. 90). Nach 5 Wochen wurde an einem sonnigen und warmen Tag (25. 6. 1958) der Versuchsstock durch eine Beute völlig gleichen Aussehens ersetzt. Kurze Zeit vorher war die Königin aus dem Versuchsvolk herausgefangen und in einem kleinen Käfig zwischen die fünf leeren Baurähmchen der neuen Beute angehängt worden. Das Versuchsvolk selbst wurde an einem mehrere Meter entfernten Platz aufgestellt. Die ausfliegenden Flugbienen, die noch auf den ursprünglichen Standplatz ihres Volkes orientiert waren, kehrten auf dem Heimflug in die neue und leere Beute zurück. Auf diese Weise

ließen sich die Flugbienen eines Volkes leicht isolieren. An den ersten drei Versuchstagen hingen die Tiere in typischen Bautrauben an den Rähmchen, ohne jedoch Wachs zu produzieren. Erst am 4. Tag hatten sie das erste, etwa fünfmarkstückgroße Wabenstück gebaut. Innerhalb weiterer 5 Wochen wurden alle fünf Baurähmchen ausgebaut und Brut aufgezogen. — Für die folgenden Untersuchungen wurden vom ersten Versuchstag an Tiere bekannten Alters fixiert. Herstellung der Schnitt- und Frischpräparate: s. S. 90.

2. Ergebnisse der histologischen Untersuchungen

Zu Versuchsbeginn zeigten alle Tiere das auf S. 93 für Flugbienen beschriebene Bild des Fettkörpers und der Wachsdrüsen. Das Ausmaß der Wachsdrüsen-

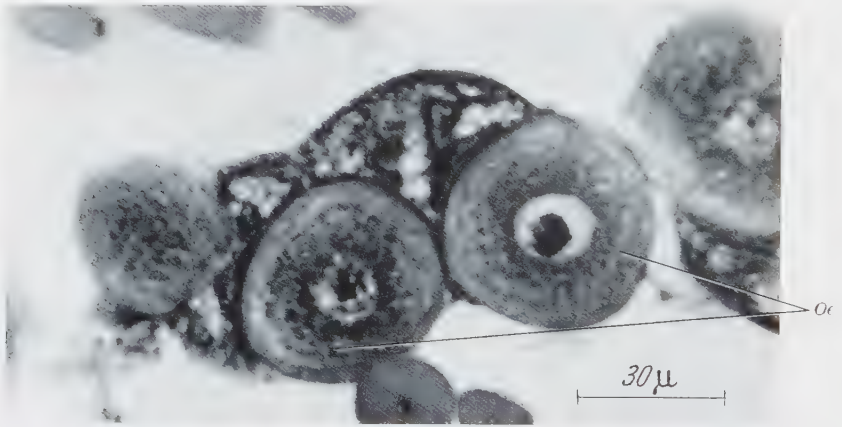


Abb. 19. Oenocyten Oe einer wieder zum Bauen veranlaßten Flugbiene

degeneration war dabei verschieden groß, je nachdem ob es sich um junge oder alte Flugbienen handelte. An Frischpräparaten trat zunächst noch der für Flugbienen charakteristische, durch die Reduktion des Methylenblaus entstandene, helle Hof um den Kern herum auf (vgl. Abb. 16). Die Fettzellen waren bei den meisten Tieren gut ausgebildet.

Bei Durchsicht der Präparate wurde auch besonders auf die Lage des Fettkörpers in bezug auf die Wachsdrüsen geachtet, um die Behauptung RÖSCHS (1927, 1930) nachzuprüfen, daß die Fettzellen und die Oenocyten ihren Inhalt direkt in die Wachsdrüsen ergießen (s. S. 75). Schon von den Untersuchungen der normalen Stockbienen her war bekannt, daß häufig Auflagerungen des Fettkörpers auf die Wachsdrüsen vorkommen. Bei diesen Tieren war die Auflagerung unabhängig von dem Alter der Bienen oder der Ausbildung der Wachsdrüsen gewesen. Von Verschmelzungen, wie RÖSCH sie angibt (s. S. 75), konnte ich indessen nie etwas feststellen. Das gleiche gilt auch für umgestellte Flugbienen (s. unten).

Bereits 4 Tage nach Versuchsbeginn fand ich Oenocyten mit den von normalen Baubienen her bekannten Sekretionsmerkmalen, nämlich Chromatinzusammenballungen inmitten eines unfärbbaren Kernraumes (Abb. 19) und Vakuolen, wie sie Abb. 15 zeigt. Die Wachsdrüsen waren in den meisten Fällen noch degeneriert.

Am 5. Tag nach der Umstellung wurden Tiere gefangen, deren Wachsdrüsenentwicklung derjenigen von Baubienen entsprach. Von vermehrter Berührung zwischen Fettkörper und Wachsdrüsen, oder von Verschmelzungen der Zellen war auch bei diesen Tieren nichts zu bemerken. Am 8. Versuchstag gelang es, mehrere Tiere, die 60—90 μ hohe Wachsdrüsen besaßen, wegzufangen. Ihre Oenocyten waren zwar auffallenderweise stark vergrößert, wiesen jedoch nur teilweise eine basophile Ringstruktur um den Kern herum auf (Abb. 20). Die Kerne dieser Oenocyten waren groß, leuchtend und mit gleichmäßig verteiltem

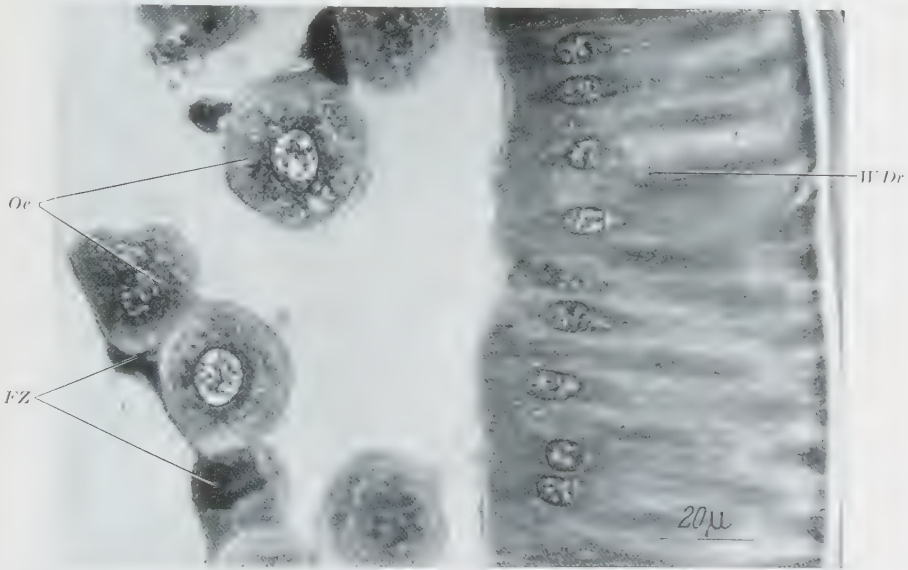


Abb. 20. Regenerierte Wachsdrüse *WDr* und Oenocyten *Oe* einer 28tägigen Flugbiene. *FZ* degenerierte Fettzellen bzw. deren Reste. *Ph* Mikroaufnahme

Chromatin versehen. Da bei maximaler Oenocytenausbildung einmal eine basophile Ringstruktur um den Oenocytenkern herum zu beobachten ist und ein andermal ein Sekret in Vakuolen, läßt sich eine Arbeitshypothese in bezug auf die Sekretbildung aufstellen, die später besprochen wird (s. S. 100)

Mit zunehmender Anzahl der Versuchstage fiel außer einer Größenzunahme der Oenocyten und Wachsdrüsen eine allmähliche *Volumenabnahme* der Fettzellen auf. Immer häufiger wurden Fettzellen gefunden, die neben dem undeutlichen Kern nur noch einen kleinen Plasmarest besaßen (Abb. 20). Man kann demnach annehmen, daß die zur Wiederentwicklung der Wachsdrüsen und Oenocyten benötigte Substanz zu einem großen Teil aus den Fettzellen bezogen wird. Bei der Gegenüberstellung mit Frischpräparaten ist die Verminderung der Fettzellenvolumina ebenfalls deutlich zu sehen. Abb. 21 zeigt den Fettkörper einer eintägigen Biene mit prall gefüllten Fettzellen. In Abb. 22 sind die degenerierten Fettzellen einer umgestellten Flugbiene (Baubiene) dargestellt. Bei gleicher Vergrößerung zeigen die beiden Abbildungen auch die beträchtliche Volumenzunahme der Oenocyten einer Baubiene gegenüber denjenigen eines jungen Tieres. Ferner ist auf Abb. 22 zu sehen, daß auch bei Imagines vereinzelt zweikernige Oenocyten auftreten.

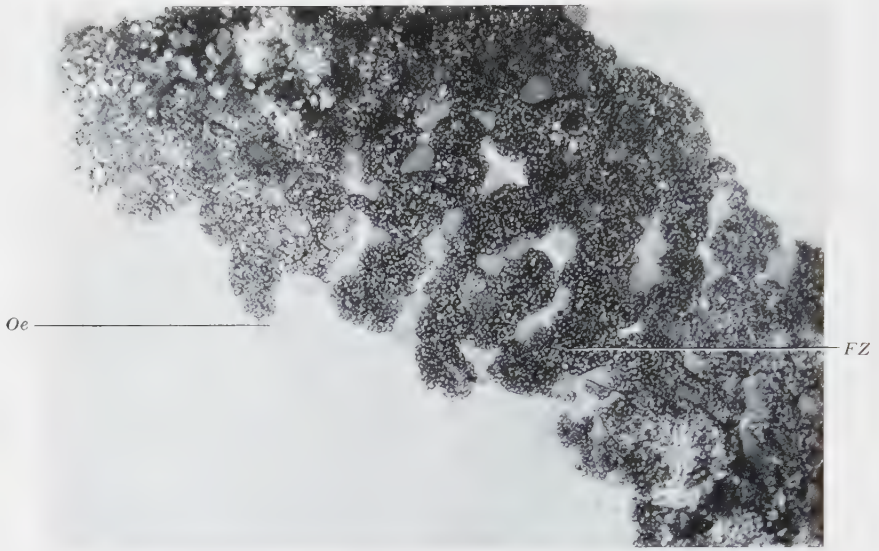


Abb. 21. Frischpräparat des Fettkörpers einer eintägigen Biene. *Oe* Oenocyten, *FZ* Fettzellen. Ok. 12,5, Obj. 10

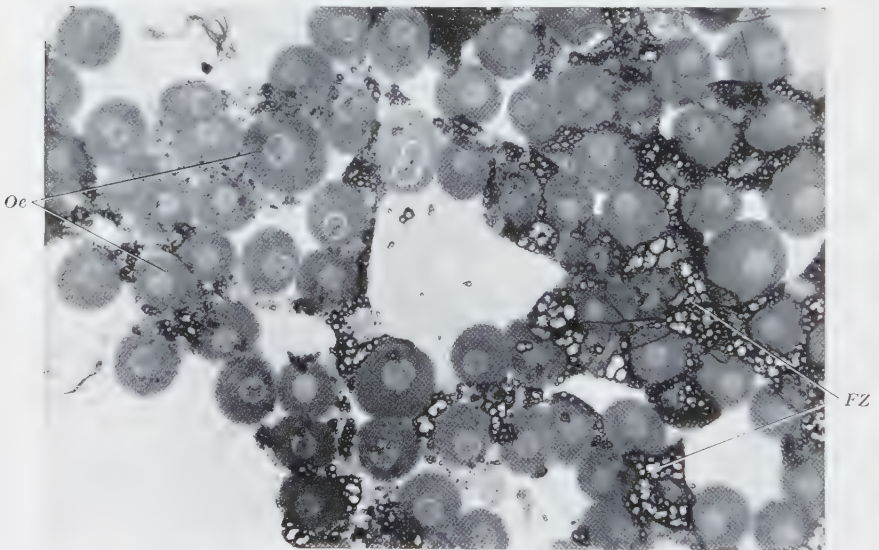


Abb. 22. Frischpräparat des Fettkörpers einer Baubiene nach dem Umstellungsversuch. *Oe* Oenocyten, *FZ* Fettzellen. Ok. 12,5, Obj. 10

Die zwar noch nicht maximal, jedoch schon erheblich vergrößerten Oenocyten einer umgestellten Flugbiene zeigen die Abb. 23 und 24. Die Oenocyten können mit grünlich leuchtenden Einschlüssen vollgestopft sein (Abb. 23) oder ein völlig homogenes Cytoplasma besitzen (Abb. 24). Im letzteren Falle reduzieren dieselben in geringem Maße Methylenblau, während die mit Einschlüssen versehenen Oenocyten diese Fähigkeit nicht besitzen (Abb. 23). Bei maximal entwickelten Oenocyten wird diese Reaktion stets vermißt (Abb. 25 und 26). Dafür fallen aber

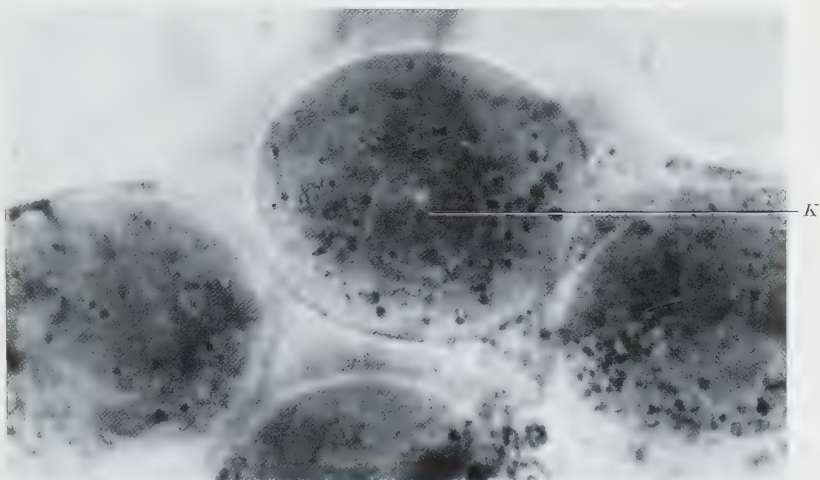


Abb. 23. Oenocyten mit Einschlüssen einer in Umstimmung zur Baubiene begriffenen Flugbiene.
K Kern. Frischpräparat, Färbung: Methylenblau. Ok. 12,5, Obj. 50

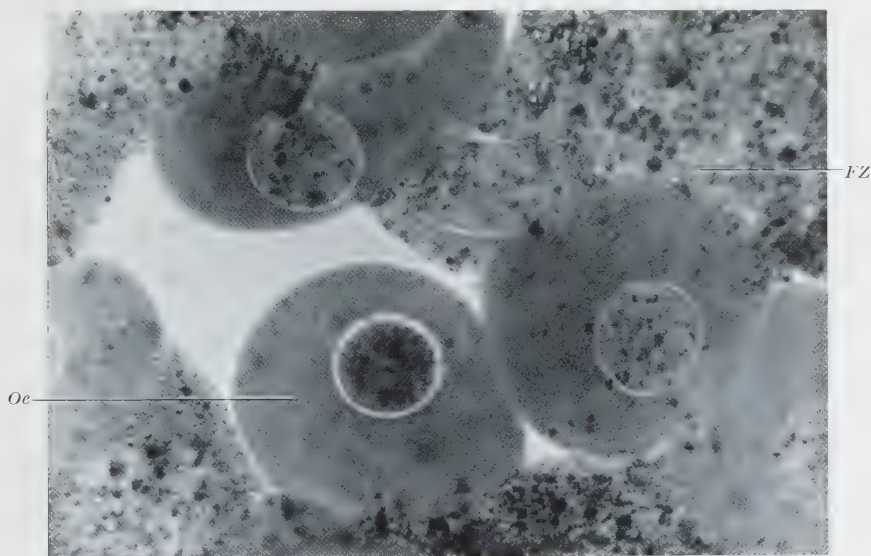


Abb. 24. Frischpräparat der Oenocyten Oe und Fettzellen FZ einer umgestellten Flugbiene. Färbung: Methylenblau

hier bei ungefähr gleichem Zellvolumen zwei verschiedene Kernzustände auf: Abb. 25 zeigt einen Oenocytenkern, der an Volumen demjenigen von Flugbienen nachsteht. Das Chromatin des Kernes ist locker und gleichmäßig verteilt. Die Kernmembran ist gut sichtbar, jedoch unregelmäßig begrenzt. Abb. 26 zeigt einen Oenocytenkern in kontrahiertem Zustand. Sein Chromatin ist dunkel, grobkörnig und zusammengeballt. Die Kernmembran ist nicht sichtbar. Körnige Einschlüsse sind bei Oenocyten dieser Größe fast immer vorhanden; ihre Natur konnte nicht geklärt werden. Da sie bei Baubienen entweder in allen Oenocyten vorkommen oder in allen fehlen, scheint es sich nicht um Abfallprodukte der

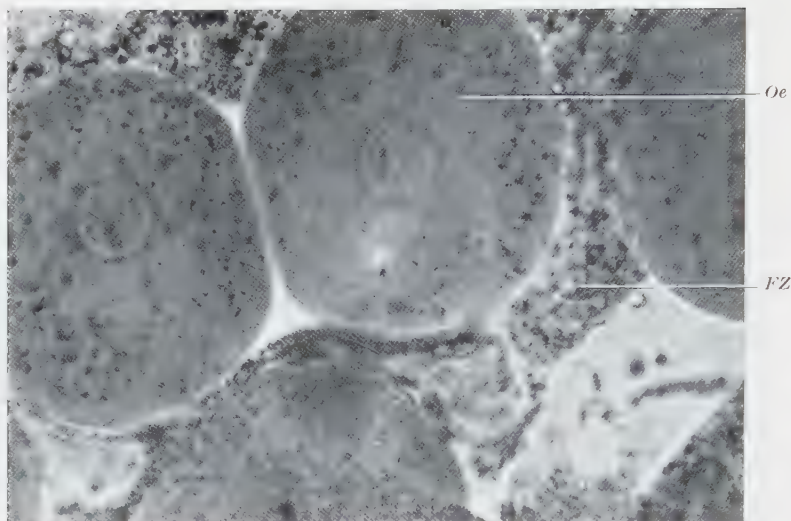


Abb. 25. Frischpräparat der Oenocyten *Oe* und Fettzellen *FZ* einer wieder als Baubiene tätigen Flugbiene. Färbung: Methyleneblau. Ok. 12,5, Obj. 50

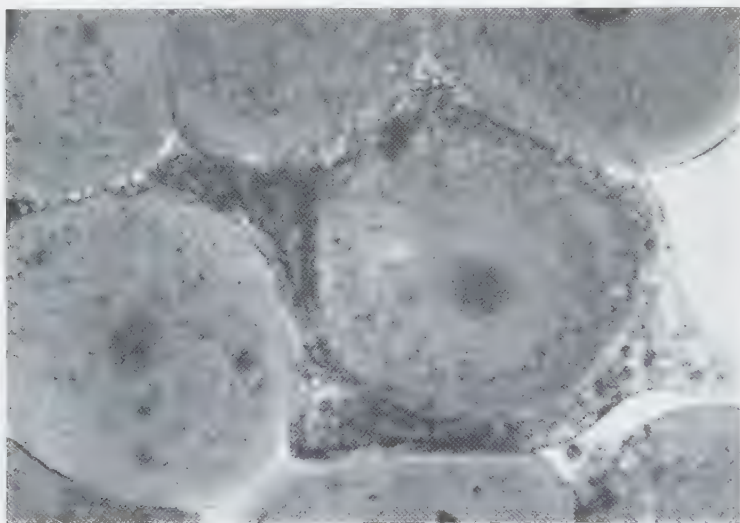


Abb. 26 wie Abb. 25. Maximal entwickelte Oenocyten mit kontrahierten Kernen

Zellen zu handeln. Möglicherweise stellen sie Material dar, welches durch Kern- und Plasmstätigkeit umgewandelt wird und über die Hämolymphe die Wachstumsdrüsenentwicklung anregt.

3. Hypothese über die Arbeitsweise der Oenocyten

Alle Versuche, einen Aktivitätsrhythmus der Oenocyten von ihrer Zellgröße, der Größe des Kernes oder der Tages- bzw. Nachtzeit abzuleiten, waren erfolglos. Trotzdem soll im Folgenden versucht werden, eine Hypothese über den Ablauf der Sekretbildung in den Oenocyten aufzustellen.

Wie wir gesehen haben, werden die Oenocyten von Flugbienen, wenn die Tiere vor der Notwendigkeit stehen einen Bau aufzuführen, wieder dazu veranlaßt, sich maximal zu entfalten. Bei normalen Flugbienen besteht demnach kein Bedarf nach einer gesteigerten Tätigkeit der Oenocyten. Daß sie bei diesen Tieren trotzdem nicht funktionslos sind, wurde bereits besprochen (s. S. 93). Abb. 16 stellt also zwar tätige, jedoch nicht stark beanspruchte Oenocyten dar. Bei Tieren, die im Begriff sind, sich vom Sammeln wieder auf das Bauen umzustellen, finden wir den Oenocytentyp, den Abb. 24 zeigt. Bei völlig zu Baubienen umgestellten Bienen können die Oenocyten in Abb. 23 eine Vorstufe zu den maximal entwickelten Oenocyten in Abb. 25 und 26 sein. Da die bisher beschriebenen Kern- und Plasmastrukturen auf die Bildung eines Sekretes hindeuten, ist den Oenocyten eine Drüsenfunktion zuzuschreiben. Nach BRACHET (1961) besteht die Tätigkeit einer Drüsenzelle in 1. Aufnahme von Stoffen aus der Umgebung (ingestion), 2. intrazellulärer Herstellung des Sekretes (elaboration), 3. Ausstoßung des Sekretes (extrusion). In den Zellen, in denen das Sekret geformt im Cytoplasma liegt, kommt noch die Lagerung (storage) hinzu. Durch Messungen an Schnitt- und Frischpräparaten konnte bewiesen werden, daß den Oenocyten von Baubienen sowohl größte, als auch unterdurchschnittlich kleine Kerne zugeordnet sein können. Die Vermutung, daß es sich hier um eine rhythmische Kernschwellung handeln könnte, liegt daher nahe. NIKOLAJ (1939) fand im Pankreas der weißen Maus rhythmische Kernveränderungen mit einer Periodizität von 2 Std. Um die Kernveränderungen in Abhängigkeit von der Zellfunktion beobachten zu können, wurde ein Sekretausstoß mit Pilocarpin bewirkt. Bei Beginn der intrazellulären Synthese nahm das Kernvolumen ab. Beim Speichungsprozeß (bewirkt durch Gaben von Atropin) nahm dagegen das Kernvolumen wieder zu. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch KRACHT (1954, 1955) bei Untersuchungen der Langerhansschen Inseln und des exokrinen Pankreas der weißen Ratte. Betrachtet man nun die Kernvolumenveränderungen der Oenocyten, so ergeben sich Parallelen. Abb. 25 und 26 zeigen Oenocyten zu Beginn der intrazellulären Synthese eines Sekretes. Abb. 23 und 24 stellen Oenocyten dar, die angefangen haben, bereits gebildetes Sekret zu speichern. Abb. 25 dürfte ein Zwischenstadium, d.h. ein Stadium nach der Sekretausschüttung wiedergeben. Der Zellkörper der Oenocyten bleibt während dieser Prozesse und bei anhaltender Bautätigkeit der Tiere konstant.

4. Zell- und Kernmessungen als Belege für die Abhängigkeit der Oenocytengröße von der Wachsdrüsenhöhe

Auf S. 93 wurde erwähnt, daß FREUDENSTEIN (1960) für Stockbienen eine annähernd lineare Korrelation zwischen der Wachsdrüsenhöhe und der Oenocytengröße fand. In parallel verlaufenden Versuchen wurden von mir die Wachsdrüsenhöhe und die Oenocytendurchmesser von umgestellten Flugbienen (s. S. 95) bestimmt. Die bei diesen Tieren bestehende Abhängigkeit zeigt Abb. 27. Im Ganzen gesehen sind auch hier die größten Oenocyten den höchsten Wachsdrüsen zugeordnet. Bei Wachsdrüsenhöhen um 25μ , 45μ und 95μ herum jedoch erfolgt eine geringe Volumenabnahme der Oenocyten. Sie konnte für normale Stockbienen mit Wachsdrüsenhöhen um 25μ herum bestätigt werden (Abb. 27, punktierte Linien). Normale Stockbienen mit gleicher Fixierung (GILSON) und ebenso

hohen Wachsdrüsen wie die der umgestellten Flugbienen standen leider nicht zur Verfügung, um die beiden weiteren Volumenabnahmen bei 45μ und bei 95μ zu vergleichen.

Auch eine Abhängigkeit der Wachsdrüsenkernveränderungen in bezug auf die Höhe der Wachsdrüsenzellen konnte gefunden werden. Abb. 28 läßt erkennen, daß der kleinste Durchmesser der Wachsdrüsenkerne zwar bis zu einer Wachs-

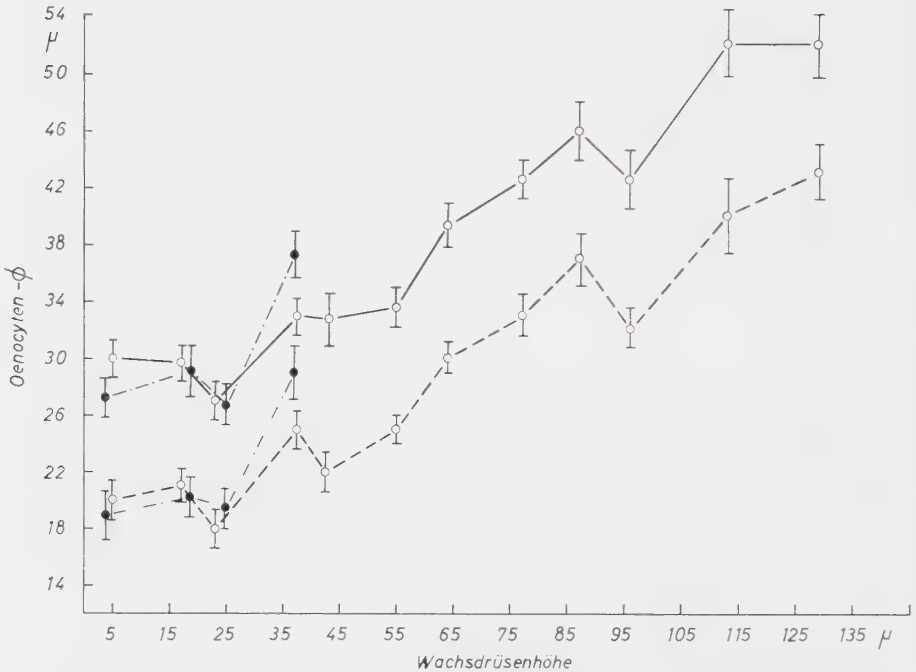


Abb. 27. Abhängigkeit der Oenocytengröße von der Wachsdrüsenhöhe von Bienen aus einem Umstellungsversuch. Die eingetragenen Punkte stellen Mittelwerte aus 40 Tieren dar, die jeweils in 10μ -Gruppen nach ihrer Wachsdrüsenhöhe zusammengefaßt wurden. — stellt den größten Durchmesser der Oenocyten dar, ---- bezeichnet den kleinsten Oenocyten Durchmesser von Bienen mit regenerierten Wachsdrüsen, gilt für den größten Oenocyten Durchmesser von normalen Stockbienen; -·-·-· bezeichnet den kleinsten Durchmesser der Oenocyten dieser Tiere. Zu jedem Mittelwert ist die mittlere Abweichung (σ) der Einzelwerte für die Oenocyten angegeben. Die mittlere Abweichung (σ) der Wachsdrüsen Einzelwerte liegt zwischen $0,8\mu$ und $3,8\mu$.

drüsenhöhe von ca. 25μ zunimmt, dann aber trotz zunehmender Höhe der Zellen konstant bleibt. Der größte Durchmesser der Wachsdrüsenkerne dagegen zeigt ein abweichendes Verhalten: Bis zu einer Wachsdrüsenhöhe von ca. 25μ bleibt er fast unverändert, um dann linear mit der Wachsdrüsenhöhe zuzunehmen. Die Betrachtung der Wachsdrüsenkerne selbst ergibt folgendes Bild: Bei Wachsdrüsenhöhen unter 20μ liegen die Kerne abgeplattet und quer zu der Wachsdrüsenzelle. Bei einer Wachsdrüsenhöhe um 20μ sind die Kerne annähernd rund und bei Wachsdrüsenhöhen über 30μ liegen die Kerne senkrecht zu der Wachsdrüsenzelle. Dabei ist zu bemerken, daß extrem niedrige Wachsdrüsen mit extrem abgeplatteten Kernen nur Tieren mit degenerierten Wachsdrüsen, also verhältnismäßig alten Bienen, zugeordnet sind. Junge Tiere besitzen schon relativ gut entwickelte Wachsdrüsen mit annähernd runden Kernen.

G. Versuch einer Kausalanalyse

Aus dem vorigen Kapitel geht hervor, daß sich die Oenocyten von umgestellten Flugbienen parallel mit den Wachsdrüsen nach ca. 3–4 Tagen vergrößern. Atmungsmessungen des Fettkörpers in der Warburg-Apparatur (HAM-DORF und BOEHM 1961, unveröffentlicht) ergaben, daß der Sauerstoffverbrauch des Fettkörpers bei Pollenfütterung höher ist als bei Rohrzuckerfütterung. Die

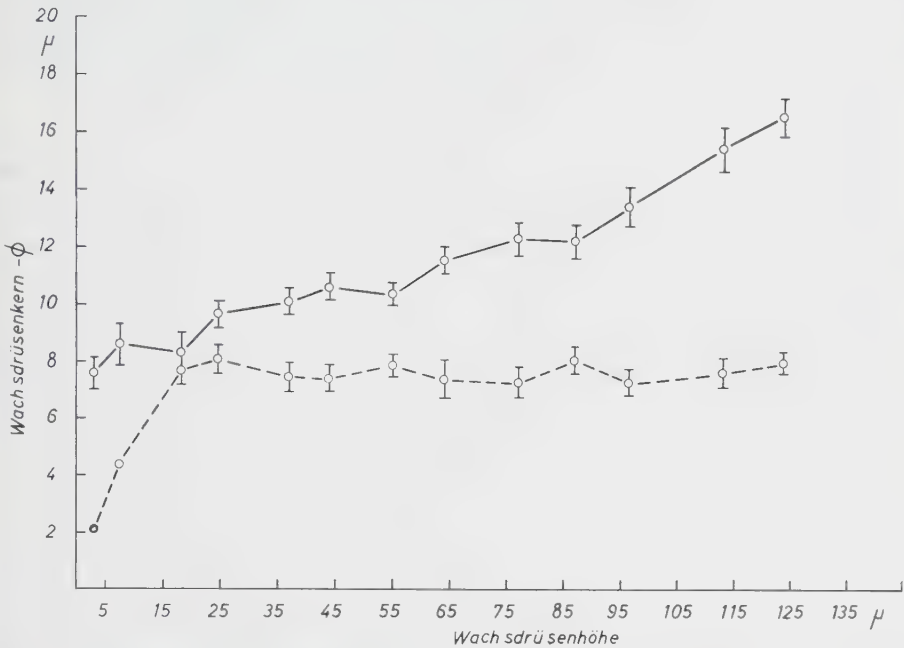


Abb. 28. Abhängigkeit der Wachsdrüsenkerngrößen von der Wachsdrüsenhöhe. — bezeichnet den größten Kerndurchmesser, und - - - - gilt für den kleinsten Kerndurchmesser. Die eingetragenen Punkte wurden in gleicher Weise wie auf Abb. 27 gefunden. Die eingetragenen Schwankungen stellen den Mittelwert der mittleren Abweichung (σ) der Einzelwerte für die Wachsdrüsenkerne dar. Die Abweichung der Wachsdrüsenhöhen s. Abb. 27

folgenden Überlegungen beziehen sich auf Flugbienen mit regenerierten Wachsdrüsen, bei denen das Volumen der Oenocyten das der Fettzellen weit übertrifft (s. S. 97). Der höhere Sauerstoffverbrauch muß also durch die Oenocyten bedingt sein. Da einerseits eine höhere Atmung auch höhere Aktivität der Zelle voraussetzt, andererseits die Aktivität von dem Volumen der Zelle abhängig ist, folgerten wir aus unseren Messungen eine direkte Abhängigkeit zwischen Pollenfütterung und Größe der Oenocyten. Der Anstoß für die nochmalige maximale Oenocytenentwicklung bei Flugbienen, die ihre Wachsdrüsen wieder reaktivieren müssen, könnte auf zwei Wegen erfolgen: 1. Durch die gegenseitige Verständigung der Tiere und die dadurch eingeleitete Abgabe eines Hormons, welches dann auf die Oenocytenentwicklung einwirkt oder 2. durch eine zentralnervöse Steuerung, die zu einer vermehrten Pollenaufnahme der Tiere führt, die dann sekundäre Ursache für die maximale Oenocytenaktivität ist. Um diese Möglichkeiten zu prüfen, wurden folgende Versuche unternommen:

a) Hungerversuch. Am 16. 7. 1962 wurde ein kleines Volk (Einwabenkästchen mit ca. 600 Tieren) aus Flugbienen mit regenerierten Wachsdrüsen und gut ausgebildeten Oenocyten gebildet. Den Tieren wurde in einem Flugraum bei 25° C (Klimakammer) Gelegenheit zum Fliegen gegeben. Futter wurde nicht geboten; auch war die Wabe völlig leer. Vom Versuchsbeginn an wurden täglich mehrere Tiere präpariert und die Oenocyten ausgemessen. Am 11. Versuchstag wurden die Tiere mit einem Gemisch aus Höschepollen und etwas Rohrzucker gefüttert. In den folgenden 10 Std wurden im Abstand von 10 min je zwei Bienen präpariert. Einige der gefütterten Tiere wurden in den folgenden 2 Tagen nochmals gefüttert, ihre Oenocyten wurden in verschiedenem Abstand ausgemessen.

Ergebnis

Bei diesem Versuch erwarteten wir, daß die Tiere ihren noch vorhandenen Darminhalt aufbrauchen bzw. abgeben würden und daß danach ihr Fettkörper auf Pollenfütterung in sichtbarer Weise reagieren würde. Dies trat jedoch nicht ein. Überraschenderweise besaßen die in den ersten 10 Versuchstagen präparierten Tiere alle dicke Wachsschuppen. Der Fettkörper entsprach völlig dem Bild, das wir schon bei normal gehaltenen Flugbienen mit regenerierten Wachsdrüsen gefunden hatten (Abb. 22). Mit zunehmender Anzahl der Versuchstage wurden die Darmfüllungen der Tiere immer geringer, bis sie schließlich ganz fehlten. Trotzdem nahm die Oenocytengröße nicht ab (durchschnittlich 47,0 μ).

Nach 10tägigem Hungern wurde am 11. Versuchstag das gebotene Pollenzuckergemisch von den Bienen sofort angenommen. Die Oenocyten der anschließend präparierten Tiere zeigten keinerlei Veränderungen. Dagegen waren die Fettzellen einige Zeit nach der Fütterung praller gefüllt als bei den hungerten Tieren. Wegen ihrer unregelmäßigen Form konnten jedoch an den vorliegenden Frischpräparaten keine Messungen vorgenommen werden, um eine Volumenzunahme zu beweisen. 14 Tage nach Versuchsbeginn (30. 7. 1962) wurden die letzten beiden ungefütterten Hungertiere präpariert: ihr Fettkörper war gut entwickelt, die Oenocyten zeigten keine Volumenabnahme.

Aus dem Verlauf des Versuches läßt sich sagen, daß regenerierte Wachsdrüsen und Oenocyten nicht direkt von der Nahrungsaufnahme der Biene abhängen. Einmal maximal entwickelt, sind sie auch nach 14tägigem Hungern noch zur Tätigkeit befähigt, wie aus der unveränderten Größe der Oenocyten und den bis zuletzt vorhandenen, dicken Wachsschuppen geschlossen werden darf. Die Steuerung der Oenocyten- und Wachsdrüsenaktivität scheint demnach auf anderem Wege zu erfolgen; darüber soll folgender Versuch weiteren Aufschluß geben.

b) Bauversuch. Am 2. 8. 1962 wurde nochmals ein Umstellungsversuch mit Flugbienen angesetzt (vgl. S. 95). Die Bienen bildeten schon am 2. Tag eine Bautraube. Aus dieser Traube wurden täglich 12 Tiere präpariert. Von dem Fettkörper der Tiere wurden Frischpräparate (s. S. 90) angefertigt. Die Oenocyten- und Oenocytenkerndurchmesser wurden wiederum ausgemessen.

Ergebnis

Das Ergebnis dieses Versuches steht gut mit den Beobachtungen an Schnittpräparaten von umgestellten Flugbienen im Einklang (vgl. S. 96). In Abb. 29 kommt deutlich eine Größenzunahme der Oenocyten zwischen dem 3. und 4. Ver-

suchstag zum Ausdruck. Damit übereinstimmend verläuft die Wachsschuppenentwicklung. Am 1. Versuchstag wurden nur an zwei der untersuchten Tiere hauchdünne Wachsschuppen beobachtet. Am 2. Tag wies ein Tier dicke Wachsschuppen auf. Bereits am 4. Versuchstag besaß die überwiegende Mehrzahl der untersuchten Tiere gut ausgebildete Wachsschuppen. Gegen Ende des Versuches nahm die Dicke der Wachsschuppen dermaßen zu, daß die Sternite der Bienen weit aufgebogen wurden. Das erste Stückchen Wabe wurde am 3. Versuchstag

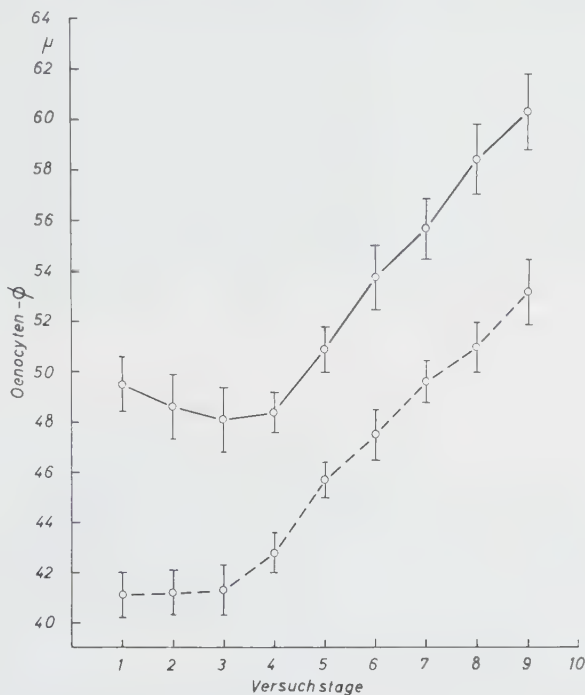


Abb. 29 zeigt den Anstieg der Oenocytengröße, nachdem Flugbienen vier Tage lang in Baustimmung gebracht wurden. — stellt den größten Oenocyten Durchmesser der umgestellten Flugbienen dar, ---- bezeichnet den kleinsten Oenocyten Durchmesser. Die eingetragenen Punkte stellen Mittelwerte aus jeweils 12 Tieren dar. Die eingetragenen Abweichungen vom Mittelwert (σ) stellen Mittelwerte der Abweichungen der Einzelwerte dar

(5. 8. 1962) beobachtet. Unter den untersuchten Tieren befanden sich immer einige, die auch nach längerer Versuchsdauer die Oenocyten- und Wachsdrüsengröße von Flugbienen beibehalten hatten und keine Wachsschuppen aufwiesen. In die Messungen wurden diese jedoch mit einbezogen. Somit ist für die Reaktivierung der Oenocyten und der Wachsdrüsen eine Stimulation der Tiere — durch die Notwendigkeit, einen Bau zu errichten — erforderlich.

H. Histochemische Untersuchungen des Fettkörpers und der Wachsdrüsen

Verschiedentlich wurde versucht, durch histochemische Reaktionen Anhaltspunkte über die Tätigkeit der Oenocyten und Fettzellen zu erhalten. GLASER (1912) glaubt für eine Oxydasetätigkeit in den Oenocyten der Leopardennotte Beweise gefunden zu haben. HOLLANDE (1914), PARDI (1938), POISSON (1924) und KESSEL (1960) erbrachten den Nachweis von Glykogen in den Oenocyten

einiger Insekten und schreiben ihnen daher eine gewisse Speicherfunktion zu. WIGGLESWORTH (1942, 1947, 1948, 1949) wies in den Oenocyten verschiedener Insekten Protein und gelegentlich Fett nach. In neuerer Zeit stellte COUPLAND (1957) in den Oenocyten von *Schistocerca* Protein und Phospholipide dar. KESSEL (1960) konnte in den Oenocyten von *Melanoplus* histochemisch und elektronenmikroskopisch Glykogen, Lipide und RNS nachweisen. DAY (1949) stellte als erster in den Oenocyten (*Pieris*larven) eine alkalische Phosphatase dar.

Etwas zahlreicher sind die Arbeiten, die sich mit Reaktionen in den Fettzellen beschäftigen. HEARFIELD und KILBY (1958) wiesen bei *Schistocerca* eine Aconitaseaktivität nach. Glykogen und Fett fand WIGGLESWORTH (1942, 1947, 1948, 1949; s. auch BOGOJAWLENSKI 1935, *Bombyx* und ZELLER 1938, *Ephestia*). Ebenfalls Fermente vom Typ der Lipase und der alkalischen Phosphatase fanden GEORGE und EAPEN (1959) bei *Schistocerca* und *Locusta*. LITTAU (1960) stellte im Fettkörper der Blattheuschrecke Glykogen, Lipide und Protein dar.

Betrachtet man die Reihe der histochemisch untersuchten Objekte, so findet man die Honigbiene nur spärlich vertreten. STRAUS (1911), STURTEVANT (1924) und SNODGRASS (1956) stellten im Fettkörper der Biene Glykogen fest, ZEBE und McSHAN (1957) eine α -Glycerophosphatdehydrogenase im Fettkörper der adulten Biene.

Da wir bei *Apis* sowohl Zusammenhänge zwischen der Bautätigkeit und dem histologischen Bild, als auch zwischen der Aktivität der Fettzellen, Oenocyten und Wachsdrüsen fanden, mußte es von Interesse sein, diese Befunde weiter durch histochemische Methoden zu vervollständigen. In diesem Zusammenhang wurden folgende Reaktionen durchgeführt.

Saure Phosphatase. Bleiphosphatmethode nach GOMORI (1950)¹. Ergebnis: positiv in den Kernen der Oenocyten und Wachsdrüsenzellen. Teilweise schwach positive Reaktion auch im Cytoplasma der Wachsdrüsenzellen.

Alkalische Phosphatase. Calcium-Kobalt-Methode nach GOMORI (1952)¹. Ergebnis: Negativ in den Fettkörperelementen und Wachsdrüsen. Zu erwähnen ist ein unspezifischer, schwarzer Niederschlag in den Fettzellen, der in den Kontrollschnitten ebenfalls auftrat. Unter Umständen könnte er eine positive Reaktion in den Fettzellen verdecken (vgl. auch Lipase-Nachweis!).

Lipase. Tween-Methode nach GOMORI¹. Ergebnis: Negativ in den Oenocyten und Wachsdrüsen; in den Fettzellen unspezifischer schwarzer Niederschlag. In den Oenocyten und Wachsdrüsen sind braungelbe, tröpfchenförmige Einschlüsse sichtbar (Abb. 30).

Unspezifische Esterase. Indoxyl-Acetatmethode nach HOLT und WITHERS (1952)¹. Ergebnis: In den Fettzellen, Oenocyten und Wachsdrüsen positiv.

Phospholipide. Saure Hämatein-Methode nach BAKER (1946)¹. Ergebnis: Positive Reaktion in den Fettzellen; schwache Reaktion in den Wachsdrüsen (Abb. 31).

Maskierte Lipide. Sudan-Schwarz B-Methode nach McMANUS (1946)¹. Ergebnis. Positive Reaktion in den Oenocyten, Fettzellen und teilweise in den Wachsdrüsen.

Gebundene Lipide. Aceton-Sudan-Schwarz-Methode nach BERENBAUM¹. Ergebnis: Positive Reaktion in den Oenocyten, Fettzellen und Wachsdrüsen.

¹ Einzelheiten zur Methodik s. bei PEARSE (1960).

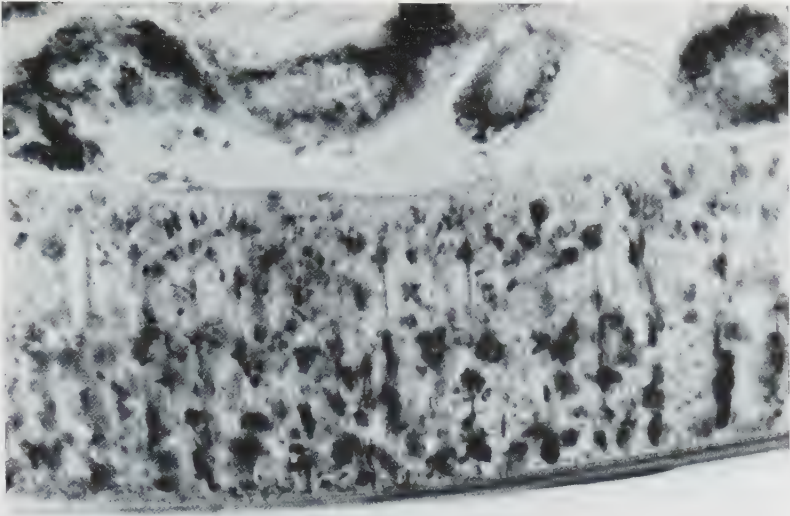


Abb. 30. Tween-Methode auf Lipase (Gomori). Gelblich-braune Einschlüsse in den Wachsdrüsen und ein schwarzer Niederschlag in den Fettzellen traten auch in den Kontrollschnitten auf. Gefrierschnitt, 10 μ

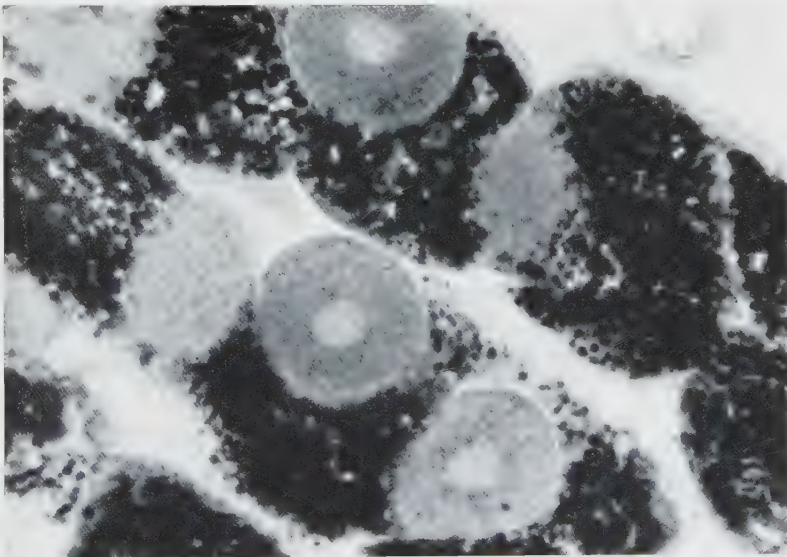


Abb. 31. Saure Hämäteine-Methode (Baker). Angefärbte Phospholipide in den Fettzellen. Oenocyten ungefärbt. Gefrierschnitt

Um eine endgültige Auskunft über die Funktionen des Fettgewebes und der Oenocyten zu erhalten, werden noch weitere ausführlichere histochemische und biochemische Untersuchungen notwendig sein. Interessant wäre auch zu erfahren, ob der schrittweise Aufbau des Bienenwachses ausschließlich in den Wachsdrüsen erfolgt; viele Tatsachen sprechen dafür, daß die Oenocyten als

Lieferanten eines Vorproduktes tätig sind, wie z. B. die positiven Reaktionen auf Fermentaktivität und Lipide. Als Zubringer der zu synthetisierenden bzw. aufzubauenden Produkte kämen die Fettzellen und die Hämolymphe in Frage, was man aus den histologischen Beobachtungen schließen kann (vgl. S. 106). Auf Grund der gefundenen Esteraseaktivität in Kernen und Plasma kann man bis jetzt nur sagen, daß eine Fettspaltung, bzw. ein Aufbau langkettiger Fettsäuren, wie er für das Bienenwachs notwendig wäre, sowohl in den Oenocyten, als auch in den Wachsdrüsen möglich ist.

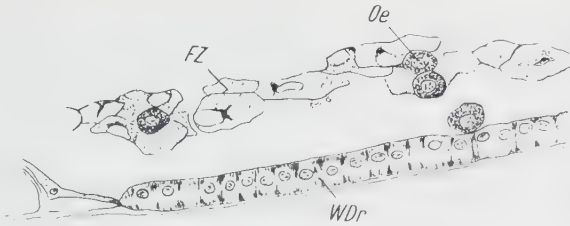
Schlußbemerkung

Die Funktionen der Larvaloenocyten wurden bereits auf S. 86 diskutiert. Aus den Untersuchungen der Imaginaloenocyten ging hervor, daß sie zwar bei Baubienen den Höhepunkt ihrer Aktivität erreichen (s. S. 92 f.), bei Jungbienen und Flugbienen jedoch ebenfalls tätig sind (s. S. 90 und S. 93). Auf Grund ihrer cytologischen Merkmale ist den Imaginaloenocyten, ebenso wie den Larvaloenocyten, eine sekretorische Funktion zuzuschreiben. Die Sekretbildung erfolgt dabei in maximal entwickelten Oenocyten unter rhythmischen Kernveränderungen (S. 99). Zwischen Oenocyten- und Wachsdrüsenwachstum konnte eine annähernd positiv lineare Abhängigkeit gefunden werden. Anhand der histologischen Ergebnisse kann man drei verschiedene Hypothesen über die Wirkungsweise des Oenocytensekretes auf die Wachsdrüsenentwicklung aufstellen: 1. Das Oenocytensekret regt über die Hämolymphe direkt die Wachsdrüsen an, wobei die Oenocyten die benötigten Substanzen aus den Fettzellen beziehen oder 2. das Oenocytensekret wirkt primär auf die Fettzellen, die dann ihre Reservestoffe mobilisieren und ihrerseits die Energien für die maximale Wachsdrüsenentwicklung liefern. In beiden Fällen wären die Fettzellen als Energielieferanten tätig, was ihre Volumenabnahme bei erhöhter Bautätigkeit erklären würde (s. S. 97). 3. Man kann die Oenocyten ganz allgemein als Stoffwechselorgane betrachten, die als spezielle Aufgabe während der Bautätigkeit der Tiere die Herstellung eines Vorproduktes des Bienenwachses übernehmen. Für diese Hypothese sprechen die histochemischen Ergebnisse (s. S. 106). Gegen diese Möglichkeit spricht jedoch, daß die Oenocyten von umgestellten Flugbienen bereits Sekretionsmerkmale aufweisen, bevor die Wachsdrüsen regeneriert sind (vgl. S. 96).

Für einen Stoffwechsel, der keinen besonderen Anforderungen ausgesetzt ist, sind die Oenocyten entbehrlich, wie ihre Abwesenheit bei erwachsenen Drohnen zeigt. Für den Organismus der Königin dagegen ist die Tätigkeit der Oenocyten notwendig, wenn sie auch nicht so stark beansprucht werden wie bei der Arbeiterin zur Zeit der Bautätigkeit.

Aus den Umstellungsversuchen ging hervor, daß eine nochmalige Wachsdrüsenentwicklung bei Flugbienen dadurch angeregt werden kann, daß man die Tiere zwingt, auf leeren Rähmchen einen Bau zu errichten; die Stimulierung muß also primär vom ZNS ausgehen. Nach PFLUGFELDER (1952) sind bei Bienen mit üppig entwickelten Futtersaft- und Wachsdrüsen auch die Corpora allata mächtig ausgebildet. Die Annahme einer sekundär hormonalen Steuerung der Oenocytentätigkeit liegt demnach, ähnlich wie bei den Larvaloenocyten, auch bei der Imago nahe. Abb. 32 gibt einen Überblick über die Veränderungen

Imago
kurz nach
dem Schlüpfen

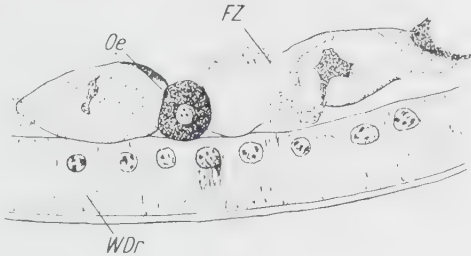


Oenocyten (*Oe*): klein,
keine Sekretionsmerk-
male.

Fettzellen (*FZ*): stark
vakuolisiert.

Wachsdrüsen (*WDr*):
niedriges, palisadenför-
miges Epithel, Kerne
rund.

Jungbiene

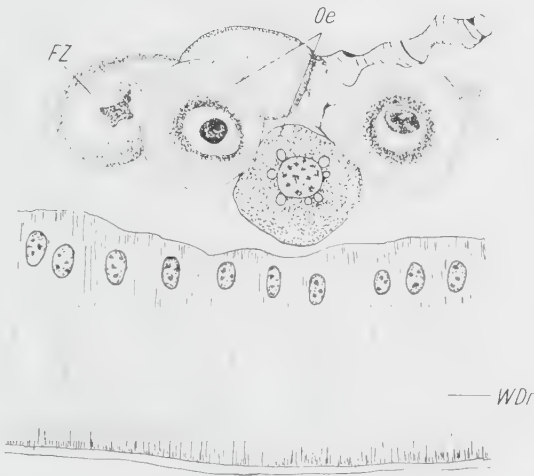


Oe: Volumenzunahme
deutet eine beginnende
Sekretion an.

FZ: Anzahl der Vakuolen
nimmt ab.

WDr: nehmen an Höhe
zu, Kernvolumen vergrößert
sich.

Baubiene

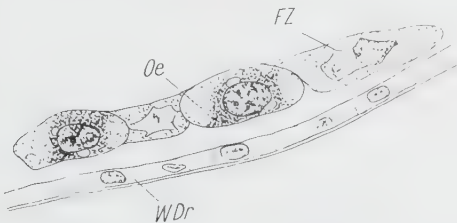


Oe: maximales Volumen
und ausgeprägte Sekre-
tionsmerkmale (Kern-
bild, Vakuolen, baso-
phile Zone um den Kern).

FZ: häufig sehr volumen-
arm, Vakuolen ver-
schwunden.

WDr: maximale Höhe
und maximale Kern-
volumina zeigen maxi-
male Sekretion an.

Flugbiene



Oe: Volumenabnahme,
jedoch keineswegs Sekre-
tionseinstellung (Vaku-
olen in Kernnähe!).

FZ: keine Vakuolen, Zel-
len und Kerne gut aus-
gebildet.

WDr: zurückgebildet,
d.h. funktionslos.

Abb. 32. Übersicht über die Veränderungen von Oenocyten, Fettzellen und Wachsdrüsen während des Imaginallebens der Honigbiene. Zeichnung nach Originalpräparaten

der Oenocyten und der Fettzellen in Zusammenhang mit der Wachsdrüsenentwicklung der Tiere.

Summary

1. The structure of cytoplasm and nuclei of larval oenocytes indicates glandular function and the formation of secretory substances. Maximal oenocyte activity was determined through cell measurements. The maximum was found in young larvae. Nucleus and cytoplasm show parallel growth and shrinkage, but there was no observable connection between oenocyte activity and moulting.

2. The development of both the corpora allata and of pre-imaginal oenocytes reach their maximum in larvae.

3. The dissolution of the larval oenocytes during the pupal stage appears to be autolytic.

4. During the formation of imaginal oenocytes one occasionally finds oenocytes with two nuclei.

5. The activity of pre-imaginal oenocytes shows no connection with the structural changes in fat cells during the larval stage, nor with the histolysis of the fat body, nor with the formation of imaginal fat cells. It is possible however that the larval oenocytes at the time of their maximum development influence the formation of imaginal appendages and body differentiation.

6. The development of the oenocytes, fat cells and wax glands in adult bees is dependent upon their type of activity. There appears to be a connection between anomalies in the nuclei of fat cells and the degree of *Nosema* infection. Though both larval drones and queens possess oenocytes, in contrast to imaginal queens drones have none.

7. In bees which under experimental conditions were induced to reactivate degenerate wax glands, the fat body did not attach itself to the wax glands oftener than on other bees, nor were the walls of the fat cells ever observed to dissolve — as RÖSCH had previously stated.

8. Rhythmic changes in the structure of nuclei of oenocytes accompany the formation of secretory substances.

9. Measurements show a definite relationship between the height of the wax glands, the size of the oenocytes and of the wax glands nuclei.

10. Pollen feeding had no observable effect on the size of the oenocytes, however the oenocytes grew larger when the colony was experimentally induced to build combs.

11. Histochemical methods showed the presence of enzymes and lipids in the oenocytes, fat cells and wax glands.

Literatur

- ALBRO, H. T.: A cytological study of the changes occurring in the oenocytes of *Galerucella nymphaeae* L. during the larval and pupal periods of development. J. Morph. **50**, 527—568 (1930).
- ANGLAS, J.: Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. Bull. Soc. France et Belg. **34**, 1—102 (1900).
- ARMBRUSTER, L.: Nahrung, Verdauung und Stoffwechsel der Bienen. In: MANGOLD, Handbuch der Ernährung und der Stoffwechsel der landwirtschaftlichen Nutztiere, Bd. 4, S. 478—563. Berlin 1931.
- Zur Bienenmetamorphose. Arch. Bienenk. **18**, 107—117 (1937).
- ARNHARD, L.: Anatomie und Physiologie der Honigbiene. Wien 1906.
- Die Zwischenräume zwischen den Wachsdrüsenzellen von *Apis mell.* Zool. Anz. **30**, 719—721 (1906).

- BERLESE, A.: Vorgänge, welche während der Nymphosis der metabolischen Insekten vorkommen. Zool. Anz. **24**, 525—511 (1901).
- BISHOP, G. H.: Cell metabolism in the insect fat-body. I. J. Morph. **36**, 567—600 (1922).
— Cell metabolism in insect fat-body. II. J. Morph. **37**, 533—553 (1923).
- BOESE, G.: Der Einfluß tierischer Parasiten auf den Organismus der Insekten. Z. Parasitenk. **8**, 243—284 (1936).
- BOGOJAWLENSKY, K. S.: Fat-body: *Bombyx mori*. Z. Zellforsch. **22**, 206—212 (1935).
- BRACHET, J., and A. E. MIRSKY: The Cell, vol. I—V. New York and London 1959, 1960 u. 1961.
- BUDDENBROCK, W. v.: Vergleichende Physiologie, Bd. 4, S. 461. Basel 1950.
- BÜTSCHLI, O.: Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Z. wiss. Zool. **5** (1870).
- CASPERSSON, T.: Cell growth and cell function. New York: Norton 1950.
- COUPLAND, R. E.: Observations on the normal histology and histochemistry of the fat-body of the locust (*Schistocerca gregaria*). J. of exp. Biol. **34**, 290—296 (1957).
- DAY, M. F.: Neurosecretory cells in the ganglia of Lepidoptera. Nature (Lond.) **145**, 264 (1940).
— The function of the corpus allatum in muscoid Diptera. Biol. Bull. **84**, 127—140 (1943).
— Alkalische Phosphatase bei Insekten. Aust. J. Sci. Res. B **2**, 31—41 (1949).
- DREISCHER, H.: Untersuchungen über die Arbeitstätigkeit und Drüsenentwicklung altersbestimmter Bienen im weisellosen Volk. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **66**, 429—472 (1956).
- DREYLING, L.: Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen. Zool. Jb., **22**, 293—330 (1906).
- EVANS, A. C.: Some notes on the biology and physiology of the sheep blowfly *Lucilia sericata*. Bull. ent. Res. **26**, 115—122 (1935).
- FABRE, J. H.: Fat-body and excretion. Ann. Sci. Nat. Zool., Ser. IV, **19**, 351—382 (1863).
- FENWICK, M. L.: Intracellular particles of locust fat-body. Nature (Lond.) **182**, 607 (1958).
- FREUDENSTEIN, H.: Lage und Anordnung des Fettkörpers der *Apis mell.* Arch. Bienenk. **6**, 49—82 (1924/25).
— Einfluß der Pollenernährung und anderer Faktoren auf Ausbildung und Leistung der Wachsdrüsen, sowie Beobachtungen am Fettkörper der Honigbiene. XVII. Internat. Bienenzüchter-Kongr., Bologna-Rom, 1958. Ber. und Mitt. S. 42—43.
— Einfluß der Pollennahrung auf das Bauvermögen, die Wachsdrüsen und den Fettkörper der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). Zool. Jb., **69**, 95—124 (1960).
- Entwicklung und Leistung der Wachsdrüsen der Honigbiene. Biol. Zbl. **80**, 479—492 (1961).
- FRISCH, K. v.: Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchungen an Bienen. In: Handbuch der biologischen Arbeitsmethode, Abt. 6, Teil D, H. 2. 1922.
- GEE, W. P.: The oenocytes of *Platyphylax designatus* WALKER. Biol. Bull. **21**, 222—234 (1911).
- GEORGE, J., and J. EAPEN: Histochemical demonstration of lipase and alkaline phosphatase activity in the fat-body of the desert locust. Nature (Lond.) **183**, 268 (1959).
- GERCKEN, K.: Die Wachausscheidung der Hummel. Biol. Zbl. **64**, 149—154 (1944).
- GILMOUR, D.: The biochemistry of Insects. New York and London 1961.
- GLASER, R. W.: A contribution to our knowledge of the function of the oenocytes of insects. Biol. Bull. **23**, 213—224 (1912).
- GOETZE, G., u. B. K. BLESSING: Die Wirkung verschiedener Fütterung der Honigbiene auf Wachserzeugung und Bautätigkeit. Z. Bienenforsch. **4**, 202—209 (1959).
- GONTARSKI, H.: Die Wachserzeugung der Arbeiterinnen von *Apis mellifica* während der Winterruhe. Z. wiss. Zool. **147**, 526—537 (1936).
- *GRABER, V.: Vorläufiger Bericht über den propulsatorischen Apparat der Insekten. S.-B. Akademie Wiss. Wien, math.-nat. Kl., **65** (1872).
— Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Biol. Zbl. **11**, 212—229 (1891).
- *HADORN, E., u. J. NEEL: Der hormonale Einfluß der Ringdrüse (C.a.) auf die Pupariumbildung bei Fliegen. Arch. Entwickl.-Mech. Org. **138** (1938).

- *HEARFIELD, D. A. H., and B. A. KILBY: Nature (Lond.) **181**, 546 (1958).
- HENNEGUY, L. F.: Le corps adipeux des muscides pendant la métamorphose. C. R. Acad. Sci. (Paris) **131**, 908 (1900).
- Les Insectes. Paris 1904.
- HERMANN, E.: Über besondere Zellelemente im Fettkörper der Fliege. Zool. Anz. **52**, 193—200 (1921).
- HOFFMANN, I., u. W. WERNER-MEYER: Wachsdrüsenentwicklung und Wachsbedarf bei der Honigbiene. Zool. Beitr., N.F. **5**, 337—343 (1960).
- HOLLANDE, A. C.: Les corps figures du protoplasma des oenocytes des insectes. C. R. Acad. Sci. (Paris) **156**, 636—638 (1913).
- Les cérodécytes ou oenocytes considérés au point de vue biochimique. Arch. Anat. micr. Morph. exp. **16**, 1—64 (1914).
- Albuminoid and urate desposits in fat-body of *Vanessa larva*. Arch. Zool. **53**, 559—578 (1914).
- HOOP, M.: Häutungshistologie einiger Insekten. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **57**, 433—464 (1933).
- HOSSELET, C.: Les oenocytes de *Culex annulatus* et l'étude de leur chondriome au cours de la sécrétion. C. R. Acad. Sci. (Paris) **180**, 399—401 (1925).
- HUBER, F.: Nouvelles observations sur les Abeilles, 2. Aufl. Genf 1814.
- HUBER, M.: Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Oenocyten der Larve von *Stalis lutaria* L. Z. Zellforsch. **49**, 661—697 (1958).
- HÜSING, I. O.: Vergleichend histologische Beobachtungen am Fettkörper sozialer Hymenopteren. Wiss. Z. d. Martin Luther-Universität Halle Wittenberg **4**, 319—330 (1954).
- HUFNAGEL, A.: Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.). Arch. Zool. exp. **57**, 47—202 (1918).
- JANET, C.: Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs après le vol nuptial, chez la reine de la fourmi (*Lasius niger*), 149 pp. Paris: Limoges 1907.
- KAISER, P.: Zur Kenntnis der Oenocyten. Histol. Untersuchungen am gr. Kohlweissling. Zool. Anz. **145**, 364—372 (1950).
- KARAWAEW, W.: Nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Z. wiss. Zool. **64**, 385—478 (1898).
- KAUDEWITZ, H.: Die Wuchsstoffverteilung im larvalen Fettkörper von *Tenebrio molitor* L. Z. vergl. Physiol. **35**, 380—415 (1953).
- KELLER-KITZINGER, R.: Kann die erwachsene Arbeiterin der Honigbiene (*Apis mell.*) Eiweiß verwerten? Z. vergl. Physiol. **22**, 1—31 (1935).
- KESSEL, R. G.: Electron microscope and cytochemical studies on the oenocytes of the grasshopper *Melanoplus differentialis* diff. Anat. Rec. **137**, 371—372 (1960).
- KOCH, A.: Die vermeintliche Bakteriensymbiose von *Tribolium*. Ein Beitrag zur Oenocytenfrage. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **37**, 38—62 (1940).
- KOEHLER, A.: Beobachtungen über Veränderungen des Fettkörpers der Biene. Schweiz. Bienen-Ztg **44**, 224—228 (1921).
- KOLLER, G.: Die innere Sekretion bei wirbellosen Tieren. Biol. Rev. **4**, 269—306 (1929).
- KOLLMAN, M.: Notes sur les reserves albuminoides des insectes et des annelides. Bull. Soc. Zool. Fr. **34**, 149—155 (1909).
- KOROTNEF, A.: Die Embryologie der *Gryllotalpa*. Z. wiss. Zool. **41**, 570—604 (1885).
- KORSCHULT, E.: Bearbeitung einheimischer Tiere, 2 Bd. Leipzig 1924.
- KOSHEVNIKOV, G. A.: Über den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene (*Apis mell.*). Zool. Anz. **23**, 337—353 (1900).
- KOWALEWSKY, A.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Zbl. **9**, 33—47 (1889).
- KRACHT, J.: Glukagon und Inselapparat (Histometrische Ergebnisse). Naturwissenschaften **41**, 336 (1954).
- Inaktivitätsatrophie extrainsulärer A-Zellen nach Glukagonzufuhr. Naturwissenschaften **42**, 50 (1955).
- KRACK.: Fettkörper und Oenocyten. Imkerfreund H. **2**, 43 (1953).
- KRAMER, U.: Histologische Beobachtungen über das Verhalten der Oenocyten im Individualzyklus der Honigbiene und im Jahreszyklus des Bienenstaates. I. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **51**, 63—86 (1962).

- KREMER, J.: Beiträge zur Histologie der Coleopteren mit besonderer Berücksichtigung des Flügeldeckengewebes und der auftretenden Farbstoffe. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **40**, 105—154 (1918).
- Die Flügeldecken der Coleopteren. Eine kritische Studie. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **41**, 175—272 (1920).
- Die Oenocyten der Coleopteren. Z. mikr.-anat. Forsch. **2**, 536—581 (1925).
- Die Metamorphose und ihre Bedeutung für die Zellforschung. I. Insecta. Z. mikr.-anat. Forsch. **4**, 290—345 (1926).
- KREUSCHER, A.: Der Fettkörper und die Oenocyten von *Dytiscus marginalis*. Z. wiss. Zool. **119**, 247—284 (1922).
- LANDOIS, L.: Über die Funktion des Fettkörpers. Z. wiss. Zool. **15**, 371—372 (1865).
- *LESHER, S.: Exp. Cell Res. **2**, 557 (1951a).
- Exp. Cell Res. **2**, 586 (1951b).
- LEUENBERGER, F.: Die Biene. Aarau u. Frankfurt: Sauerländer & Co. 1954.
- LEWKE, J.: Zur Kenntnis der Wachsdrüsen der Honigbiene. Anat. Anz. **97**, 265—268 (1949).
- LINDAUER, M.: Ein Beitrag zur Arbeitsteilung im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **34**, 299—345 (1952).
- LITTAU, V.: Cytological differences between the fat-body tissues of adult male and female leafhoppers. J. Morph. **106**, 2, 187—195 (1960).
- *MARCHAL, P.: Uric acid excretion in insects; Hymenoptera. Mém. Soc. Zool. Fr. **3**, 31—87 (1890).
- MAURIZIO, A.: Untersuchungen über den Einfluß der Pollennahrung und Brutpflege auf die Lebensdauer und den physiologischen Zustand der Bienen. Schweiz. Bienen-Ztg **73**, 58—64 (1950).
- Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene. Landw. Jb. Schweiz **68**, 115—182 (1954).
- MELLO, F. DE: Nachweis der Bildung von a^+ -Wirkstoff durch die Haut und den Fettkörper bei *Ephesia kühniella* L. Biol. Zbl. **60**, 174—179 (1940).
- MOGILA, M. T.: Die altersbedingten Veränderungen des Fettkörpers der Bienen. Bull. Biol. Med. exp. **3**, 630—634 (1937).
- MURRAY, F. V., and TIEGS: The metamorphosis of *Calandra oryzae*. Quart. J. micr. Sci. **77**, 405—495 (1935).
- MUZALEWSKI, B. M.: Wie ein leerer Raum im Nest die Wachsausscheidung der Bienen beeinflusst. Arch. Bienenk. **14**, 141—145 (1933).
- NAKAHARA, W.: Amitoses in fat-body cells. J. Morph. **30**, 483—525 (1917).
- *NIKOLAJ, P.: Boll. Soc. ital. Biol. sper. **14**, 23 (1939).
- OERTEL, E.: Metamorphosis in the Honeybee. J. Morph. and Phys. **50**, 295—332 (1930).
- OTTO, F. T.: Das Wachsbuch, 164 pp. Leipzig: Liedloff 1944.
- PAETAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).
- PAILLÔT, A., et NOËL, R.: Sur l'origine des inclusions albuminoïdes du corps adipeux des insectes. C. R. Acad. Sci. (Paris) **182**, 1044—1046 (1926).
- *PAINTER, T. S.: J. exp. Zool. **100**, 523 (1945).
- PANTEL, J.: Le Thrixion Halidayanum. Cellule **15**, 1—290 (1898).
- PARDI, L.: Über den angeblich nuclearen Ursprung der albuminoiden Granula in den Fettkörperzellen der Insekten. Proc. Soc. Toscan. Sci. natur. **44**, 1—6 (1935).
- Glicogeno degli enociti e suo significato. Monit. zool. ital. **49**, 108—115 (1938).
- PEARSE, A. G. E.: Histochemistry. Theoretical and Applied. London 1960.
- PÉREZ, C.: Sur les oenocytes de la fourmi rousse. Bull. Soc. Entom. France **19**, 351—353 (1901).
- Contribution à l'étude des métamorphoses des insectes. Bull. Sci. France Belg. **37**, 195—427 (1903).
- Recherches histologiques sur la métamorphose de muscides (*Calliphora erythrocephala*). Arch. Zool. exp. gen. **4**, 1—274 (1910).
- Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). Mém. Acad. Cl. Sci. roy. Belg. **3**, 1—103 (1911).
- Inclusions in fat-body during metamorphosis. Arch. Zool. **59**, 5—10 (1920).

- PFEIFFER, W.: Über die Schreckreaktion bei Fischen und die Herkunft des Schreckstoffes. Z. vergl. Physiol. **43**, 578—614 (1960).
- PFEIFFER-WEED, J.: Effect of the corpora allata on the metabolism of adult female grasshopper. J. exp. Zool. **99**, 183—233 (1945).
- PFLUGFELDER, O.: Entwicklungsphysiologie der Insekten. Leipzig: Akad. Verl.-Gesellschaft 1952.
- PHILIPTSCHENKO, J.: Anatomische Studien über *Collembola*. Z. wiss. Zool. **85**, 270—304 (1907).
- POISSON, R.: Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. Bull. Biol. France belg. **58**, 49—204 (1924).
- *POSPJELOW, W. P.: Die eosinophilen Granulationen und Krystalloide im Fettkörper der Insekten. Nachr. Landw. Inst. **4**, Moskau 1898.
- REIMANN, K.: Neue Untersuchungen über die Wachsdrüse der Honigbiene. Abh. Zool. Inst. München **36**, 251—272 (1952).
- RICHARD, G. A.: The integument of the Arthropods. University of Minnesota 1951.
- ROEDER, K. D.: Insect Physiology. New York: J. Wiley & Sons 1953.
- RÖSCH, G. A.: Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. I. Z. vergl. Physiol. **2**, 571—631 (1925).
- Über die Bautätigkeit im Bienenvolk und das Alter der Baubienen. Z. vergl. Physiol. **6**, 264—298 (1927).
- Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. II. Z. vergl. Physiol. **12**, 1—71 (1930).
- RÖSSIG, H.: Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Zool. Jb., Abt. System., Ökol. u. Geogr. **20**, 19—20 (1904).
- ROUBAND, E.: Development of fat-body in imago of *Culex* (Dipt.). C. R. Acad. Sci. (Paris) **194**, 389—391 (1932).
- *SCHILLER, I.: Die Bedeutung des Fetteiweißkörpers der Winterbienen für die imkerliche Praxis. Leipz. Bienen-Zg **57**, (1942).
- SCHMIDT, G.: Sekretionsphasen und cytologische Beobachtungen zur Funktion der Oenocyten während der Puppenphase verschiedener Kasten und Geschlechter von *Formica polyctena* FOERST. (Ins. Hym. Form.). Z. Zellforsch. **55**, 707—723 (1961).
- SCHMIEDER, R. G.: Observations on the fat-body in Hymenoptera. J. Morph. **45**, 121—184 (1928).
- SCHNELLE, H.: Über den feineren Bau des Fettkörpers der Honigbiene. Zool. Anz. **57**, 172—179 (1923).
- Lage und Anordnung des Fettkörpers der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). Arch. Bienenk. **6**, 49—82 (1924).
- Der feinere Bau des Fettkörpers der Honigbiene. Arch. Bienenk. **6**, 83—117 (1924).
- SNODGRASS, R. E.: Anatomy of the Honeybee. New York: Ithaca 1956.
- STAMMER, H. J.: Lichterzeugung bei *Ceroplastus* (Mycetophilidae, Dipt.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **26**, 135—146 (1913).
- STENDELL, W.: Beiträge zur Kenntnis der Oenocyten von *Ephestia kuehniella*. Z. wiss. Zool. **102**, 136—169 (1912).
- STRAUS, J.: Chemische Zusammensetzung der Arbeitsbienen und Drohnen während ihrer verschiedenen Entwicklungsstadien. Z. Biol. **56**, 347—397 (1911).
- STURTEVANT, A. P.: The development of American foulbrood in relations to the metabolism of its causative organism. J. Agri. Res. **28**, 129—168 (1924).
- TARANOV, G. F.: Die fundamentalen Gesetze, welche die Wachsabsonderung eines Honigbienenvolkes regeln. XVII. Internat. Bienenzüchter-Kongr. Rom 1958.
- *— The production of wax in the honeybee colony. Bee World **40**, 113—121 (1959).
- TERRE, L.: Contribution à l'étude de l'histolyse du corps adipeux chez l'Abeille. Bull. Soc. Entom. Fr. **62**—66 (1900).
- TICHOMIROV, A.: Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (*Bombyx mori*) im Ei. Arbeiten Labor. zool. Museums in Moskau 1882.
- *TIEGS, C. W.: Researches on the insect metamorphosis. Trans. roy Soc. S. Aust. **46**, 322—527.
- TOTH, L.: Entwicklungszyklus und Symbiose von *Pemphigus spirothecae* PASS. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **33**, 412—437 (1937).

- TUENIN, F.: Die Wachsdrüsen der Arbeitsbiene. Erlanger Jb. Bienenk. **7**, 99—145 (1929).
- URICH, K.: Mitteldarmdrüsen und Insektenfettkörper als Zentralorgane des Stoffwechsels. *Ergebn. Biol.* **24**, 155—190 (1961).
- VEJDOVSKY, F.: Quelques remarques sur la structure et le développement des cellules adipeuses et des oenocytes pendant la nymphose de l'Abeille. *Cellule* **35**, 63—97 (1925).
- *VERSION, E., und E. BISSON: Cellule glandulari impostigmatiche nel *Bombyx mori*. *Buns Soc. Entom. ital.* **23**, 3—20 (1891).
- — Beitrag zur Oenocytenliteratur: *Bombyx mori*. *Zool. Anz.* **23**, 657—661 (1900).
- — Zur Kenntnis der Drüsenzellen (sog. innere Sekretion), welche in den Blutlakunen der Insekten vorkommen. *Zool. Anz.* **38**, 295—301 (1911).
- VIALLANES, H.: Recherches sur l'histologie des insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Ser. VI, **14**, 1—348 (1882).
- VOGT, M.: Fettkörper und Oenocyten der *Drosophila* nach Exstirpation der adulten Ringdrüse. *Z. Zellforsch.* **34**, 160—164 (1948).
- WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde. Stuttgart: Gustav Fischer 1954.
- WEISSENBERG, R.: Über die Oenocyten von *Torymus nigricornis* mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. *Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog.* **23**, 231—268 (1907).
- WHEELER, W. M.: Concerning the blood tissue of insecta. *Psyche* (Stuttgart) **6**, 216—220 (1892).
- WIELOWIEJSKI, H.: Über den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung. *Zool. Anz.* **6**, 318—322 (1883).
- Über das Blutgewebe der Insekten. *Z. wiss. Zool.* **43**, 512—536 (1886).
- WIGGLESWORTH, V. B.: The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands. *Quart. J. micr. Sci.* **76**, 269—318 (1933).
- The storage of protein, fat, glycogen and uric acid in the fat body and other tissues of mosquito larvae. *J. exp. Biol.* **19**, 56—77 (1942).
- The epicuticle in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemipt.). *Proc. roy. Soc. B* **134**, 163—181 (1947).
- The structure and the deposition of the cuticle in the adult mealworm, *Tenebrio molitor*. *Quart. L. micr. Sci.* **89**, 197—217 (1948).
- The utilisation of reserve substances in *Drosophila* during flight. *J. exp. Biol.* **26**, 150—163 (1949).
- The principles of insect physiology. London: Methuen & Co. u. New York: E. P. Dutton & Co. 1950.
- WOLFE, L. S.: The deposition of the 3rd instar larval cuticle of *Calliphora erythrocephala*. *Quart. J. micr. Sci.* **95**, 49—66 (1954).
- YOKOYAMA, T.: Histological observations on a non-moulting strain of silkworm. *Proc. Entom. Soc. Lond. A* **11**, 35—44 (1936).
- *ZEBE, E., und McSHAN, W. H. J.: Gen. Physiol. **40**, 779 (1957).
- ZELLER, H.: Blood cells and fat-body in wings: *Ephestia*, Lep. *Z. Morph. u. Ökol. Tiere* **34**, 663—738 (1938).

Die mit * bezeichneten Arbeiten standen nicht im Original zur Verfügung.

Dr. BRIGITTE MARTIN-BOEHM
Physiologisch-chemisches Institut der Universität
8000 München 15, Goethestr. 33

Lebenslauf

Ich, BRIGITTE SUSANNE BOEHM, wurde am 18. 3. 1935 als Tochter des Arztes Dr. CARL BOEHM und seiner Ehefrau MARTHA BOEHM, geb. KARLOWSKY, in Breslau geboren. Von 1942 bis Januar 1945 besuchte ich eine dortige Privatschule unter der Leitung von Fräulein LEHMANN. Ende Juni 1946 wurde ich von den Polen ausgewiesen und kam nach Weiden i. d. Opf. Ab Januar 1947 besuchte ich die dortige Oberrealschule für Mädchen, an der ich im Juli 1954 das Abitur ablegte. Im Sommer-Semester 1955 begann ich an der Ludwig-Maximilians-Universität in München mein Studium mit den Fächern Zoologie, Chemie und Bakteriologie. Von einer halbjährigen Tätigkeit als wiss. Assistentin bei Prof. SEILER in Zürich unterbrochen, arbeitete ich vom Winter-Semester 1957/58 an unter Leitung von Prof. M. LINDAUER an meiner Dissertation.

